N° D'ORDRE
127
ANNÉE 1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jeanne SCHOELLER

1re THÈSE. — RECHERCHES DESCRIPTIVES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA CÉPHALOGENÈSE DE *Calliphora erythrocephala* (MEIGEN), AU COURS DES DÉVELOPPEMENTS EMBRYONNAIRE ET POSTEMBRYONNAIRE.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 janvier 1964 devant la Commission d'examen.

M. B. POSSOMPÈS
Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM. M. AVEL, *Président*
J. J. BOUNHIOL } *Examinateurs* } Professeurs à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux
A. HAGET

PARIS
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, QUAI ANATOLE-FRANCE, PARIS-7e
—
1964

N° D'ORDRE
127
ANNÉE 1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jeanne SCHOELLER

1re THÈSE. — Recherches descriptives et expérimentales sur la céphalogenèse de *Calliphora erythrocephala* (Meigen), au cours des développements embryonnaire et postembryonnaire.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 22 janvier 1964 devant la Commission d'examen.

M. B. POSSOMPÈS
Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM. M. AVEL, *Président*
J. J. BOUNHIOL, *Examinateurs* — Professeurs à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux
A. HAGET

PARIS
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, QUAI ANATOLE-FRANCE, PARIS-7e
—
1964

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

Doyen : M. BRUS.

Professeurs honoraires :

MM. DAURE, Recteur de l'Académie de Caen.
KASTLER, Professeur à la Sorbonne.
QUELET, Professeur à la Sorbonne.
M. PISOT, Professeur à la Sorbonne.
Mlle JOSIEN, Professeur à la Sorbonne.

Professeurs :

MM. DANGEARD, Botanique.
GENEVOIS, Chimie biologique et Physiol. végétale.
MILLOUX, Calcul infinitésimal.
CAU, Physique expérimentale.
BRUS, Chimie.
AVEL, Zoologie et Physiologie animale.
ROUSSET, Physique générale.
ROGER, Mécanique rationnelle.
WEILL, Anatomie comparée et embryogénie.
DUFRESNOY, Matématiques générales.
LAFON, Physiologie générale.
BOUNHIOL, Biologie animale.
SERVANT, Physique.
CALAS, Chimie organique.
GAY, Minéralogie.
LAMARE, Géologie remplacé par M. EMBERGER.
PACAULT, Chimie physique.
SCHOELLER, Géologie.
DAVID, Biologie végétale.
COLMEZ, Méthodes mathématiques de la Physique.
CAMBAR, Biologie animale.
VIGNEAUX, Géologie.
PANOUSE, Zoologie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc).
ARZELIES, Physique (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc).
RIBEREAU-GAYON, Oenologie et chimie agricole.
RISS, Mathématiques (détaché à l'Institut Français au Maroc).
GUIZONNIER, Physique.
DIEUZEIDE, Zoologie.
HAGET, Zoologie expérimentale.
SEMIROT, Astronomie.
CHASTEL, Physique nucléaire.
MM. HAGENMULLER, Chimie minérale.
ALLARD, Chimie.
CREAC'H, Biologie animale SPCN.
LOUDETTE, Mécanique physique.
PATY, Chimie.
BORDES, Préhistoire.
SECHET, Botanique.
LAFARGUE, Physique (C.S.U. de Pau).
BAGANAS, Mathématiques.
VALENTIN, Radioélectricité.
HOARAU, Chimie physique.
LALANDE, Chimie appliquée.
ENNOUCHI, Géologie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc).
MAURET, Chimie organique (C.S.U. de Pau).
EYME, Botanique.
FRAINNET, Chimie organique.
RUAMPS, Physique électronique.
DESCHAMPS, Chimie (détaché à la Faculté des Sciences du Maroc).
MARCHAND, Chimie.
Mme TISON, Calcul des probabilités.
MM. GOTTIS, Géologie approfondie.
LEMANCEAU, Chimie.
CLASTRE, Cristallographie physique.
BLONDEL, Mathématiques.
DESTRIAU, Chimie.
SOURISSEAU, Chimie MPC-SPCN.
JOUSSOT-DUBIEN, Chimie MPC-SPCN.
Mlle FAURE-MURET, Géologie (détachée à la Faculté des Sciences de Rabat).
Mlle LAFITTE, Physique MGP.
MM. LOCHET, Physique.
ROCH, Physique.
VALADE, Chimie organique.
VINDT, Biologie végétale.
REGNIER, Mathématiques.
PETIT, Physique corpusculaire.

Maîtres de Conférences honoraires : M. DE PUYMALY.

Maîtres de Conférences :

MM. BARAUD, Chimie biologique.
BOTHOREL, Chimie.
CARDO, Psychophysiologie.
BERTHE, Mathématiques (C.S.U. de Pau).
CLIN, Géologie.
BONNEVAY, Physique théorique.
SIMONOFF, Chimie physique.
MM. CHARRU, Physique MPC.
DUBOIS, Physique (C.S.U. de Pau).
BONASTRE, Chimie (C.S.U. de Pau).
LASCOMBE, Chimie.
RIMPAULT, Mathématiques.
N, Mathématiques.
MAYER, Physique (C.S.U. de Pau).

Secrétaire principal : M. ARTIGUELONG.

RECHERCHES DESCRIPTIVES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA CÉPHALOGENÈSE DE *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA* (MEIGEN), AU COURS DES DÉVELOPPEMENTS EMBRYONNAIRE ET POSTEMBRYONNAIRE

PAR

JEANNE SCHOELLER

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

SOMMAIRE

INTRODUCTION 4

PREMIÈRE PARTIE. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A. — Élevage 7
B. — Repères chronologiques 7
C. — Techniques d'observation 9
D. — Techniques opératoires 10

DEUXIÈME PARTIE. — MORPHOGENÈSE DE LA TÊTE PENDANT LA VIE EMBRYONNAIRE

Chapitre I. — CEPHALOGENÈSE CHEZ *Calliphora* : ÉTUDE IN VIVO 12
A. — Formation de la bandelette embryonnaire 12
B. — Évolution de l'ébauche céphalique jusqu'à l'éclosion 18
1. Gnathos 18
2. Lobes procéphaliques ; clypéo-labre 22
C. — La larve à l'éclosion. Problèmes posés par la céphalogenèse de *Calliphora* 25

Chapitre II. — LOBES ANTÉRIEURS DE LA LARVE 28
A. — Origine des lobes antérieurs 28
1. Ablation du gnathos 28
2. Ablation élective des différents segments gnathaux 30
B. — Origine des diverses formations des lobes antérieurs 31
1. Organes sensoriels 31
2. Crochets buccaux et pseudotrachées 35
C. — Migrations des ébauches au cours de la céphalogenèse 40
D. — Conclusion 45

Chapitre III. — Cibarium, stomodeum et ses dérivés 46
A. — Stomodeum et système nerveux stomatogastrique 46
B. — Cibarium 56
1. Clypéo-labre 56
2. Formation du plancher cibarial 57
C. — Conclusion 66
Chapitre IV. — Poche dorsale 67
A. — Évolution des lobes procéphaliques et du clypéo-labre 68
1. Lobes procéphaliques et clypéo-labre au stade bandelette embryonnaire segmentée .. 68
2. Évolution des lobes procéphaliques et du clypéo-labre jusqu'au moment de l'apparition du repli dorsal 70
a) Clypéo-labre 70
b) Lobes procéphaliques 71
3. Involution de la tête 76
a) Repli dorsal et involution de la tête 76
b) Composition de la poche dorsale 80
B. — Participation du gnathos, tentorium 86
1. Participation du gnathos à la formation de la poche dorsale 86
2. Tentorium 88
a) Bras antérieurs du tentorium 88
b) Bras postérieurs du tentorium 93
C. — Résumé et conclusion 95
Chapitre V. — La céphalogenèse chez *Calliphora* : essai de synthèse 97

Troisième Partie. — MORPHOGENÈSE DE LA TÊTE IMAGINALE

Chapitre VI. — Formation de la vésicule céphalique 108
A. — Le complexe céphalique chez la larve du 3e stade 108
1. La tête larvaire 108
2. Ébauches imaginales 111
3. Conclusion 114
B. — Formation de la vésicule céphalique 115
1. Poche dorsale et sacs frontaux 115
a) Histolyse de la poche dorsale ; remplacement de la poche dorsale par les cellules imaginales des sacs frontaux 116
b) Modifications anatomiques 116
2. Cellules imaginales du clypéo-labre 123
3. Disques imaginaux labiaux 125
C. — Discussions et conclusions 126
Chapitre VII. — Morphogenèse de la tête 131
A. — Dévagination de la vésicule céphalique 131
B. — Morphogenèse de la trompe 131
C. — Morphogenèse du ptilinum et de la crête faciale 137
1. Formation d'un massif cellulaire 138
a) Massif cellulaire de la crête faciale 138
b) Bourrelet ptilinal 141
2. Différenciation de la crête faciale et du ptilinum 143
a) Crête faciale 143
b) Ptilinum 143
3. Conclusion 148

QUATRIÈME PARTIE. — ORGANES SENSORIELS DE LA MOUCHE : LEUR DÉVELOPPEMENT NORMAL ; ROLE DE L'INNERVATION SUR LEUR DIFFÉRENCIATION

Chapitre VIII. — DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL : ÉTUDE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE 150
A. — Recherches descriptives sur la morphogenèse des ommatidies 150
1. Structure de l'ommatidie chez l'imago 150
2. Différenciation des ommatidies 151
3. Conclusion 158
B. Recherches expérimentales : chez *Sarcophaga haemorrhoidalis* Fallèn, le développement du système nerveux central et celui de l'ébauche oculaire dépendent-ils l'un de l'autre pendant la métamorphose ? 159
1. Développement de l'ébauche oculaire isolée du cerveau 160
2. Développement du cerveau après section du pédoncule oculaire 161

Chapitre IX. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DE LA MORPHOGENÈSE DE L'ANTENNE 162
A. — L'antenne imaginale 162
1. Le pédicelle : l'organe de Johnston 162
a) Disposition des scolopidia 162
b) Cytologie de l'organe de Johnston 164
2. Le troisième article antennaire : les saccules 166
B. — Développement de l'ébauche antennaire 167
1. Morphogenèse de l'antenne 167
a) Morphogenèse du troisième article 167
b) Morphogenèse des deux premiers articles 169
2. Différenciation des organes sensoriels 171
a) Différenciation de l'organe de Johnston 171
b) Différenciation des saccules 174
C. — Conclusion 176

Chapitre X. — INNERVATION ET DIFFÉRENCIATION DE L'ANTENNE CHEZ *Calliphora erythrocephala* Meigen 177
A. — Influence du mode d'innervation 178
1. Innervation importante de l'ébauche antennaire par le nerf abdominal terminal de l'hôte 178
2. Variations quantitatives de l'innervation reçue par l'ébauche antennaire 180
a) Innervation peu importante de l'ébauche antennaire 181
b) Absence d'innervation dans la totalité ou dans une partie seulement du troisième article 182
B. — Précisions sur le rôle de l'innervation au cours de la morphogenèse 184
1. Une innervation est nécessaire pour que le développement commence 184
2. Activité mitotique dans les greffons en l'absence d'innervation 185
3. Relations chronologiques entre l'innervation et la différenciation de l'antenne 185
C. — Conclusion 188

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 189

RÉSUMÉ 198

PLANCHES 203

BIBLIOGRAPHIE 213

INTRODUCTION

La métamorphose des Diptères supérieurs a attiré depuis longtemps l'attention des Zoologistes, car l'opposition entre la Mouche et sa larve apode et « acéphale » est très spectaculaire. L'existence d'une tête hautement spécialisée chez l'imago est d'autant plus frappante que la tête de la larve est en apparence très réduite. Pour cette raison, la céphalogenèse imaginale a suscité de nombreuses recherches. Cependant, après le mémoire classique de WEISMANN (1864) sur la Mouche bleue, les études restèrent partielles et limitées à telle ou telle étape du développement. On ne tenta guère de coordonner les apports de l'embryologie et ceux de la métamorphose. Il est pourtant évident que la compréhension de la céphalogenèse imaginale dépend au moins en partie de la signification attribuée à la région antérieure de la larve. La « réduction » de la tête des larves de Cyclorrhaphes s'interprète, dans un contexte phylogénétique, comme l'aboutissement de tendances qui se manifestent déjà chez les Orthorrhaphes. Mais du point de vue anatomique, la signification exacte de la région antérieure des larves de Cyclorrhaphes, avec ses particularités, était restée jusqu'à présent très discutée.

J'ai donc entrepris l'étude de la céphalogenèse d'un Diptère supérieur : *Calliphora erythrocephala* Meigen, pendant la vie embryonnaire et pendant la métamorphose.

Après quelques indications sur le matériel et les techniques (1re partie), j'expose dans la 2e partie de ce mémoire mes recherches sur la morphogenèse de la tête pendant le développement embryonnaire. Je donne d'abord un aperçu de la céphalogenèse telle qu'elle apparaît à l'observation vitale. J'essaye ensuite de résoudre les problèmes particuliers à la céphalogenèse des Cyclorrhaphes par l'examen histologique de nombreux stades et par des expériences microchirurgicales, ce qui n'avait pas encore été fait. J'indique finalement l'interprétation de la région antérieure de l'asticot, telle qu'elle ressort de mes recherches.

Les deux dernières parties de ce travail sont consacrées à la morphogenèse de la tête de la Mouche.

Dans la 3e partie, j'aborde quelques-uns des nombreux problèmes que pose la céphalogenèse imaginale. Les ébauches imaginales de la tête fusionnent en une vésicule céphalique unique pendant une première période très courte de la « pupaison ». A ce stade, la tête est encore interne et l'animal est dit « cryptocéphale ». Mon interprétation personnelle de la région antérieure de la larve m'a engagée à vérifier la signification exacte des diverses ébauches imaginales. Ensuite, j'ai voulu voir si l'évolution des structures céphaliques peut s'intégrer aux phénomènes histologiques déjà connus de la métamorphose. Lorsque la vésicule céphalique se dévagine, la nymphe présente une tête externe. Elle est dite « phanérocéphale ». L'ébauche de la tête passe alors par une période de morphogenèse dont j'ai étudié quelques aspects.

Dans la dernière partie, j'essaye d'apporter une contribution à l'analyse expérimentale de la morphogenèse des ébauches imaginales. Il m'a paru intéressant, après avoir observé la différenciation normale de l'œil et de l'antenne, de rechercher si l'innervation exerce une influence sur la morphogenèse des organes sensoriels.

Avant d'aborder l'exposé de ces recherches, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à tous ceux qui les ont rendues possibles.

Mon Maître, Monsieur le Professeur Avel m'a accueillie au laboratoire de Zoologie dès la fin de ma licence. Il m'a donné ainsi la possibilité de mener à bien ce long travail commencé pour un Diplôme d'Études supérieures, et assez riche pour pouvoir être continué. Je tiens à lui dire à quel point son enseignement, puis ses conseils et ses encouragements m'ont été précieux, et m'ont rendu plus chères encore, par suite de son enthousiasme communicatif, les recherches de biologie.

Monsieur le Professeur Grassé, Membre de l'Institut, m'a fait l'honneur de présenter mes notes préliminaires à l'Académie. Qu'il veuille bien accepter ma respectueuse reconnaissance.

J'ai d'abord été « chercheur » au C.N.R.S. ; c'est à ce titre que j'ai fait la connaissance de Monsieur le Professeur Possompès devenu mon « parrain ». Depuis un stage court mais très utile fait à son laboratoire de la Sorbonne, j'ai toujours trouvé auprès de lui, compréhension, amitié, ainsi qu'une aide très efficace et je tiens à l'en remercier tout particulièrement. Grâce à ses démarches la revue des *Archives de Zoologie expérimen-*

tale et générale a pris en charge la publication de mon ouvrage. Que Monsieur le Professeur CHOPARD sache ici toute ma gratitude, ainsi que Monsieur le Professeur DRACH, Sous-Directeur du C.N.R.S. qui m'a fait obtenir une subvention du C.N.R.S. pour la publication des dessins.

Je n'oublie pas tout ce que je dois à Monsieur le Professeur HAGET. Sur ses conseils, j'ai entrepris l'étude embryologique de la tête. Cela s'est révélé très enrichissant. Il ne m'a jamais refusé ni son temps, ni sa science ; je lui en ai beaucoup de gré. Ses critiques, toujours amicales, m'ont été d'un grand secours. A son laboratoire de Zoologie expérimentale et auprès de sa sympathique équipe de chercheurs, j'ai souvent travaillé dans un climat très favorable d'amitié, d'estime mutuelle, de discussions fructueuses aussi.

Monsieur le Professeur BOUNHIOL, par son enseignement a contribué à me donner le goût de l'Entomologie. Il a bien voulu accepter d'être membre de mon jury. Je tiens à le remercier, à nouveau, de sa bienveillance.

Je n'oublie pas tous les membres du Laboratoire, qui, à des titres divers, m'ont aidée pour la partie matérielle — toujours importante — de ces travaux de Biologie animale. Je les remercie de tout cœur.

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A. — ÉLEVAGE

L'élevage de *Calliphora erythrocephala* offre à l'expérimentateur un certain nombre d'avantages. En particulier, les pontes peuvent être obtenues toute l'année ; leur développement est rapide.

Les mouches sont installées dans une cage éclairée et chauffée par une ampoule électrique. Elles sont nourries avec de l'eau sucrée. Une boîte de Pétri contenant de la viande reçoit les pontes. L'élevage des larves est fait dans l'obscurité, à une température constante (23°5 — 24°5). La vie larvaire comprend 3 stades. Au cours du dernier, le plus long, s'effectue la plus grande partie de la croissance. Environ 6 jours après la ponte, les larves cessent de manger et recherchent un endroit pour « puper ». Elles s'immobilisent, leur cuticule durcit et forme un puparium. L'imago éclôt 11 jours après.

L'élevage de *Sarcophaga*, genre ovo-larvipare, est conduit de façon identique.

B. — REPÈRES CHRONOLOGIQUES

1. — Les embryons.

La vitesse du développement embryonnaire présente des écarts individuels notables. A cette variabilité, s'ajoute la difficulté d'éviter une certaine rétention des œufs dans le tractus génital de la mouche. Pour ces deux raisons, il ne m'a pas été possible de « dater » les œufs d'après le moment de la ponte.

Aussi, lors de l'observation vitale du développement [1], ai-je choisi 20 stades bien représentatifs de la céphalogenèse. Je les décris dans le chapitre I de la 2e partie de ce mémoire et je m'y référerai par la suite. Toutefois, pour donner une idée de la rapidité de certains phénomènes, j'indique dans la légende des dessins d'embryons in vivo (fig. 1 à 5), un âge approximatif pour chaque stade (les œufs sont gardés à une température de 23°5-24°5).

2. — Les larves.

Des écarts individuels importants se manifestent également pour la durée de la vie larvaire. Pour les larves du 3e stade, qui ont dépassé leur stade d'alimentation, Possompès (1953) a établi un test chronologique commode lié à l'état du jabot visible par transparence [2]. Ce test m'a été très utile pour le choix de larves du même « âge physiologique » en vue des opérations.

3. — Les « pupes ».

A la fin de la vie larvaire, les asticots cherchent un endroit pour « puper ». Ils s'immobilisent petit à petit : leurs mouvements deviennent plus lents puis cessent, sauf dans la région antérieure qui reste mobile un peu plus longtemps. Cette région se rétracte et se déploie alternativement pendant un quart d'heure environ, puis finalement reste invaginée. Les stigmates prothoraciques deviennent alors tout à fait antérieurs. La cuticule larvaire, d'abord blanche et souple, brunit et durcit : elle forme le puparium.

Les pupes venant de se former sont mises à part et datées. J'ai choisi le moment où l'animal ne bouge plus, même lorsqu'il est manipulé, pour le considérer comme une « pupe ». J'ai utilisé l'immobilisation de la larve et la formation du puparium comme repères, bien qu'elles ne coïncident pas avec la nymphose proprement dite (Fraenckel 1938) ; la mue nymphale s'effectue plus tard à l'intérieur du puparium et ne peut être décelée par l'examen externe. J'ai observé de nombreuses « pupes » datées d'après le moment de leur immobilisation : toutes celles qui ont le même âge ont une morphologie comparable. Le repère choisi est donc valable et les variations individuelles sont minimes.

1. Voir p. 9.
2. Le jabot rempli d'aliments se vide progressivement puis se rétracte. Ceci permet de diviser la période terminale de la vie larvaire en plusieurs étapes.

C. — TECHNIQUES D'OBSERVATION

1. — Observation vitale du développement embryonnaire.

Weismann, puis Breuning observèrent le développement embryonnaire de *Calliphora* en plaçant les germes dans de l'eau. Selon Breuning, le développement peut se poursuivre ainsi jusqu'à l'éclosion de la larve. Cependant j'ai préféré un autre milieu d'immersion : l'huile de paraffine (Nujol) déjà utilisée par Holm pour les Araignées, par Haget (1953) pour *Leptinotarsa*. Dans ce milieu, le développement se déroule de façon normale et, ce qui est appréciable pour l'observation vitale, les enveloppes de l'œuf deviennent transparentes. J'ai pu ainsi suivre le développement in vivo, choisir des embryons à des stades bien précis pour l'étude histologique ou pour les expériences microchirurgicales.

2. — Techniques histologiques.

a) *Les œufs.*

Ils sont fixés dans le liquide de Duboscq-Brazil (pendant 24 heures), généralement après piqûre traversant le chorion et la membrane vitelline. Les inclusions à la paraffine ont été faites suivant les techniques usuelles. Les coupes sériées d'une épaisseur de 7,5 μ, ont été colorées à l'hématoxyline ferrique.

b) *Les larves et les « pupes ».*

Pour les études topographiques préliminaires, j'ai utilisé comme fixateur le Duboscq-Brazil qui est très pénétrant. J'ai été amenée à employer la double inclusion à la paraffine-celloïdine selon la méthode de Peterfi. Les colorations utilisées sont les suivantes :

a) — hématoxyline d'Ehrlich, ponceau de xylidine et vert solide ;

b) — hématoxyline ferrique, éosine et vert solide.

Pour les études histologiques plus détaillées, les pièces fixées au Duboscq-Brazil n'ont pu être utilisées : ce fixateur contracte trop les tissus. Le Bouin-Hollande s'est révélé être le meilleur mélange fixateur. En revanche le Helly ne m'a donné que des résultats médiocres. Dans quelques cas, j'ai employé le Flemming. Pour avoir de meilleurs résultats, je n'ai souvent fixé que des portions de la tête. Après fixation au Bouin-

Hollande, les préparations sont colorées par l'hématoxyline ferrique, éosine et vert solide. Après fixation par le Flemming, les coupes sont colorées au trichromique de Cajal.

D. — TECHNIQUES OPÉRATOIRES

1. — Ablations électives chez les embryons.

Les opérations ont été faites sous loupe binoculaire (stéréomicroscope Zeiss, × 50) sur des embryons aux stades 9 à 12, suivant le genre d'ablation recherchée. A ces stades, l'ébauche céphalique possède des lobes procéphaliques et des segments gnathaux bien distincts. J'ai repris une technique opératoire utilisée par Haget (1957) dans ses recherches chez *Leptinotarsa* : l'élimination d'une portion de l'ébauche céphalique dans un extraovat.

L'œuf est immergé dans de l'huile de paraffine, puis le chorion (ou plus vraisemblablement l'exochorion) est enlevé. Ensuite la membrane vitelline (plus l'endochorion) est percée avec une minutie bien aiguisée, à peu près au milieu du territoire à enlever. Il se forme un extraovat qui entraîne du matériel ectodermique et mésodermique. Par suite de la fragilité de l'ectoderme dans les régions intersegmentaires et le long de la ligne médio-ventrale du germe, c'est en général un segment entier ou un demi-segment qui est éliminé à volonté dans l'extraovat. Cependant, on peut obtenir des ablations plus étendues ou plus faibles, suivant la taille de l'orifice pratiqué et suivant l'âge de l'embryon.

L'étendue de la portion enlevée est vérifiée par un contrôle post-opératoire. Le sujet est fixé à son éclosion pour voir quelle est la répercussion de l'ablation. Il me paraît utile de signaler que le sort des diverses ébauches ectodermiques est strictement déterminé au moment de l'opération. Certains de mes résultats le montrent d'ailleurs de façon très claire.

2. — Transplantation de disques imaginaux chez la larve.

Des larves de *Calliphora* du 3e stade et du même âge physiologique (d'après le test chronologique indiqué plus haut) sont choisies comme hôte et comme donneur. Elles sont désinfectées à l'alcool à 95°, puis rincées abondamment à l'eau distillée. Le greffon, prélevé sur une larve

disséquée dans du liquide physiologique de Beadle et Ephrussi, est happé par une micropipette à constriction. Il est ensuite injecté dans l'hôte, préalablement anesthésié à l'éther.

Après sa métamorphose, l'hôte est disséqué ; le greffon est prélevé et il est fixé au Bouin-Hollande pour une étude histologique ultérieure.

Les diverses manipulations sont effectuées sous loupe binoculaire (× 35 ou × 70).

3. — Ablation du pédoncule oculaire chez la larve.

Chez *Calliphora erythrocephala*, les opérations portant sur les disques imaginaux céphaliques provoquent la mort des pupes, comme Possompès (1953) l'avait déjà remarqué. La cause de cet échec semble être assez simple. Au moment de la dévagination de la vésicule céphalique, les cornes stigmatiques prothoraciques, qui existent chez la nymphe, émigrent vers l'arrière. Elles atteignent des plages cuticulaires amincies qu'elles percent. Lorsque la morphogenèse est perturbée par l'opération, les cornes stigmatiques ont une migration anormale et restent en avant des plages amincies de la cuticule. L'animal meurt sans doute par asphyxie. Aussi, sur les conseils de M. le Professeur Possompès, ai-je essayé les opérations sur un matériel différent, ne présentant pas cet inconvénient anatomique : les *Sarcophaga*. Chez ces mouches la pupe n'a pas de cornes stigmatiques, ce qui m'a permis de réaliser les opérations. L'espèce que j'ai utilisée est *Sarcophaga haemorrhoidalis* Fallèn.

L'opération est faite sous loupe binoculaire (× 35), chez des larves du 3e stade, deux jours environ avant la « pupaison ». J'ai utilisé l'état du jabot comme test chronologique. Les larves sont anesthésiées à l'éther. La masse nerveuse ventrale, chez la larve, est très proche des téguments à travers lesquels elle est visible. Je pratique une fente au-dessus du système nerveux central pour saisir avec des brucelles les nerfs en « queue de cheval » de la masse nerveuse ventrale. Ceci permet de dégager partiellement le système nerveux sans le léser. Je coupe alors le pédoncule oculaire qui relie le cerveau à l'une des ébauches oculaires.

Ensuite, le système nerveux est remis en place et les lèvres de la plaie sont rabattues. L'autre ébauche de l'œil, qui reste reliée au cerveau par le pédoncule oculaire, sert de témoin.

A leur éclosion, les animaux opérés sont fixés dans du Bouin-Hollande. Le résultat de l'opération est vérifié par une étude histologique.

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOGENÈSE DE LA TÊTE PENDANT LA VIE EMBRYONNAIRE

Chapitre I.

LA CÉPHALOGENÈSE CHEZ CALLIPHORA : ÉTUDE IN VIVO

La céphalogenèse chez *Calliphora* présente des particularités incontestables ; n'a-t-elle pas néanmoins certaines analogies avec celle des autres Insectes ? Cette première question m'a amenée à reprendre l'étude vitale du développement, déjà faite par Weismann en 1864. J'ai donc observé à nouveau, le plus minutieusement possible, l'évolution de l'ébauche céphalique. Bien que la technique des marques colorées ne puisse être appliquée au germe de *Calliphora*, j'ai essayé de découvrir les mouvements morphogénétiques qui interviennent au cours de la céphalogenèse. Cette étude préliminaire m'a permis d'aborder ensuite les problèmes particuliers que pose la céphalogenèse de *Calliphora* par les méthodes histologiques et par des expériences microchirurgicales.

A. — Formation de la bandelette embryonnaire.

Le début du développement ne présente pas de particularités marquantes. Les gonocytes primordiaux font saillie au pôle postérieur de la blastule, environ 3 heures après la ponte. Quelques minutes avant le début de la gastrulation, deux sillons transversaux, l'un antérieur, l'autre postérieur, apparaissent latéralement. Ils sont très discrets et fugaces. Aux deux régions polaires qu'ils délimitent, la surface du germe apparaît plus granuleuse. Cet aspect provient de la forme sphérique des

cellules et de leur peu d'adhérence entre elles. A partir de ces deux régions se développeront les ébauches antérieure et postérieure de l'intestin moyen (Noack, 1901).

Un troisième sillon se dessine un peu plus tard, en arrière du sillon antérieur : c'est le « sillon céphalique » (vordere Querfurche de Weismann, « Kopffalte » de Escherich, de Breuning). Il est plus net que les autres sillons, il commence latéralement, puis devient rapidement circulaire (fig. 1 : 1L, 1V).

En même temps, le sillon gastrulaire apparaît dans la région moyenne de l'œuf délimitée par les sillons antérieur et postérieur. Le sillon gastrulaire se continue vers l'avant par deux sillons latéraux, au-dessus desquels l'ébauche endodermique antérieure fait légèrement saillie. Le sillon gastrulaire se referme très rapidement (10 minutes).

La bandelette embryonnaire commence à s'allonger et sa partie postérieure remonte progressivement vers l'avant sur la face dorsale de l'œuf. De même, la région correspondant en partie [1] aux lobes procéphaliques (entre le sillon antérieur et le sillon céphalique) a tendance à s'étaler dorsalement. Elle repousse le sillon céphalique vers l'arrière, lui faisant prendre une direction oblique.

Au fur et à mesure que la bandelette embryonnaire s'allonge, des plis apparaissent dorsalement dans la zone de l'œuf comprise entre les extrémités antérieure et postérieure de la bandelette. Les plis les plus antérieurs prennent une direction parallèle au sillon céphalique, les plus postérieurs une direction à peu près parallèle au bord postérieur de l'embryon. Le moment où ils apparaissent, leur place, leur direction permettent de penser que l'extension de la bandelette embryonnaire est la cause de leur formation. Cependant Breuning (1957) leur attribue une relation étroite avec la future métamérie de l'embryon.

Très précocement, dès la période de la gastrulation, la région antérieure subit de nombreux remaniements qui aboutissent à l'invagination de l'ébauche endodermique antérieure. Les mouvements sont complexes et les variations individuelles sont importantes. Il me semble cependant que l'on peut distinguer trois phases essentielles :

1° L'ébauche endodermique s'invagine partiellement. Elle se creuse ventralement, puis les bords droit et gauche de la cuvette ainsi formée se rapprochent, si bien qu'une fente de plus en plus étroite, sinueuse et

1. Comparer Breuning (1957).

irrégulière part du pôle antérieur. Elle entaille profondément le sommet de l'œuf. La surface elle-même du germe présente un aspect irrégulier et comme bouleversé (Fig. 1 : 2V).

2° L'invagination de l'endoderme marque, semble-t-il, un temps d'arrêt. Le pôle antérieur du germe reprend progressivement une forme arrondie, régulière (fig. 1 : 3V, 3L). Le neurectoblaste en avant du sillon céphalique tend à recouvrir le matériel endodermique. Au pôle antérieur, l'espace qui existait entre le germe et les enveloppes de l'œuf disparaît pendant ces remaniements : l'œuf s'applique de nouveau, étroitement, contre la membrane vitelline (fig. 1 : 4V). La bandelette est alors à son maximum d'extension (fig. 1 : 4L). La durée de ces phénomènes est de 20 minutes environ.

3° Le matériel endodermique resté encore superficiel, reprend un aspect irrégulier, il se creuse profondément et s'invagine. Au pôle antérieur de l'œuf, un nouveau décollement apparaît entre l'embryon et la membrane vitelline (fig. 1 : 5L).

Un lobe dorsal se forme vers l'avant et vient occuper l'espace libéré entre le germe et la membrane vitelline. Les auteurs allemands (Weismann 1864, Breuning 1957) le désignent sous le terme de « Vorderkopf ». Nous avons découvert que cette formation complexe comprend, comme nous le verrons au chapitre III, à la fois l'ébauche du clypéo-labre et la paroi dorsale du stomodeum. L'apparition de ce lobe dorsal est, selon toute vraisemblance, une conséquence de la migration de matériel neurectoblastique vers l'avant. Les deux bords latéraux du lobe ainsi formé tendent à se rapprocher si bien qu'un sillon médio-ventral se dessine. Il semble donc qu'il y ait également des mouvements généraux de convergence du matériel embryonnaire vers le côté ventral. L'ébauche du lobe dorsal devient plus épaisse, en même temps qu'elle s'allonge et vient toucher la membrane vitelline (fig. 2 : 6L, 6V).

Environ 1 h. 1/2 après la gastrulation, l'ouverture stomodéale se creuse à la base de ce lobe. Le sillon céphalique devient de moins en moins net dorsalement, mais il reste bien visible latéralement. Les limites des lobes procéphaliques se précisent : entre ces lobes, nous distinguons une zone extra-embryonnaire (fig. 2 : 6D).

Le germe est maintenant une bandelette embryonnaire non segmentée, allongée, du type observé chez de nombreux Insectes. Les lobes procéphaliques sont recourbés vers l'arrière, leur limite postérieure

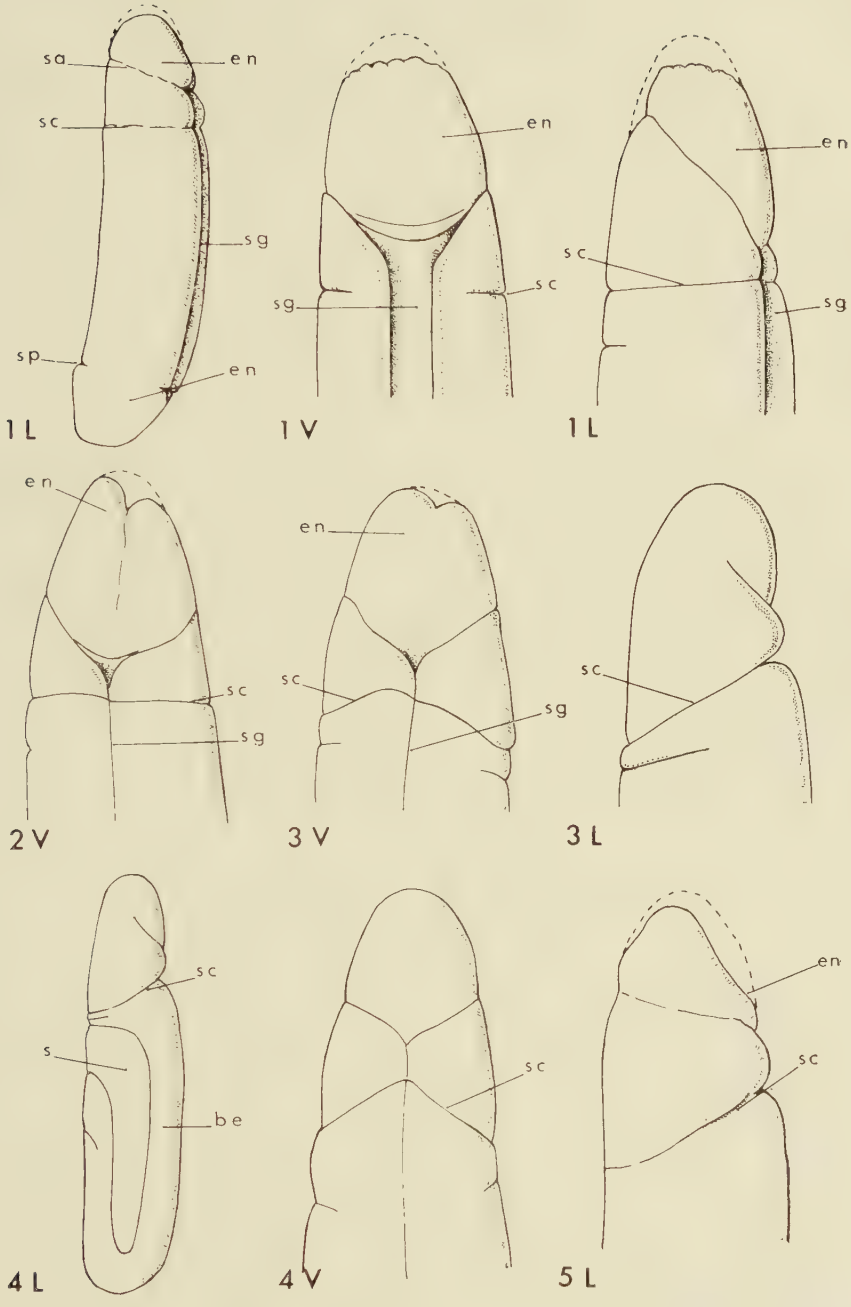


FIG. 1. — Gastrulation — Formation de la bandelette embryonnaire (G × 40 ou G × 80). — Les embryons sont dessinés en position latérale (L), ventrale (V) et dorsale (D).

Age approximatif des germes : Stade 1 : 4 heures ; Stade 2 : 4 heures 10 ; Stade 3 : 4 heures 30; Stade 4 : 5 heures ; Stade 5 : 5 heures 10.

be, bandelette embryonnaire ; *en*, endoderme ; *s*, séreuse ; *sa*, sillon antérieur ; *sc*, sillon céphalique ; *sg*, sillon gastrulaire ; *sp*, sillon postérieur. (Lorsque la membrane vitelline ne s'applique pas contre le germe, elle est représentée par un trait interrompu).

coïncidant avec la trace du sillon céphalique. L'invagination stomodéale est sub-polaire, surmontée par le lobe dorsal qui correspond en partie à l'ébauche clypéo-labrale. La bandelette est très longue ; à son maximum d'extension, son extrémité postérieure atteint dorsalement le tiers antérieur de l'œuf.

Une des particularités de l'œuf de *Calliphora* réside dans la réduction des annexes embryonnaires. La séreuse, peu étendue, sépare les deux lobes procéphaliques et s'étend en deux étroites bandes latérales entre les parties ventrale et dorsale de la bandelette embryonnaire (fig. 2 : 6L). La cavité amniotique est réduite à un rudiment postérieur.

La segmentation s'établit progressivement. Le segment maxillaire est le premier à être délimité, ce qui ne semble pas être fréquent chez les Insectes (fig. 2 : 7L) : sa limite antérieure coïncide avec le sillon céphalique. Comme l'a déjà signalé Breuning (1957), le sillon céphalique sépare donc les lobes procéphaliques et le territoire mandibulaire du reste de la bandelette embryonnaire. Le segment labial se délimite à son tour (fig. 2 : 8L), suivi par les segments thoraciques. En même temps, le segment mandibulaire s'individualise, sauf dans sa partie antérieure. Nous pouvons nettement distinguer ses limites avec les lobes procéphaliques (fig. 2 : 9L, 9V). Vers l'arrière de chaque lobe procéphalique, une échancrure se dessine. Elle m'a paru correspondre à l'ébauche du lobe optique (fig. 2 : 9L).

Environ 7 h. 30 après la ponte, au stade 10 (fig. 3), les composants de l'ébauche céphalique sont particulièrement bien délimités et facilement repérables. Je donnerai une description approfondie de ce stade très favorable aux interventions chirurgicales.

Les lobes procéphaliques occupent une position latéro-dorsale ; ils sont nettement séparés par une zone d'épithélium extra-embryonnaire, médio-dorsale. Sur ces lobes, les seules différenciations visibles lors de l'examen vital sont les deux encoches déjà mentionnées, correspondant à l'invagination des lobes optiques. Elles sont devenues fortement saillantes (fig. 3 : 10L, 10D). Elles présentent le même aspect et occupent la même position que les ébauches des lobes optiques décrites par Tiegs et Murray chez *Calandra oryzae* en 1938. Leur place à l'arrière des lobes procéphaliques indique que ces derniers ont subi, par rapport à ceux des Orthoptères par exemple, un mouvement de bascule qui amène leur bord latéral en position postérieure. A aucun moment, nous ne voyons s'ébaucher les antennes.

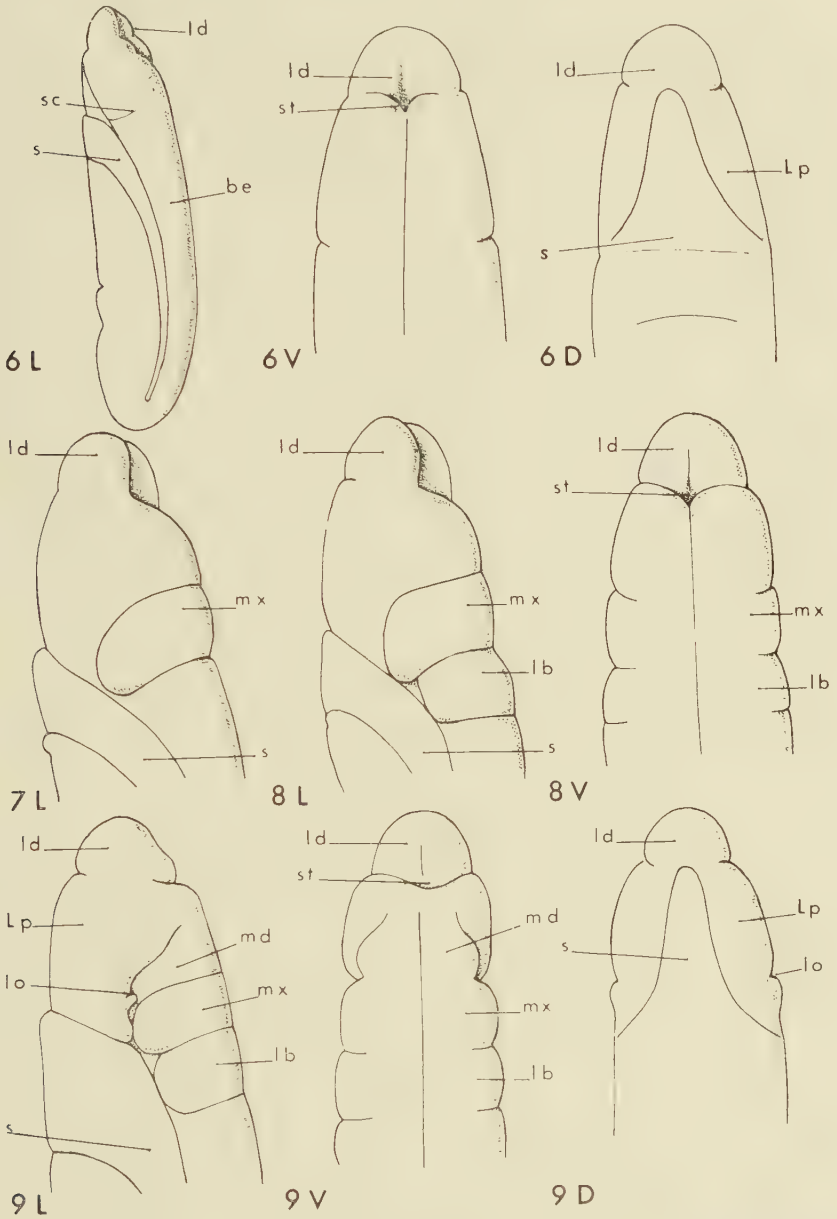


FIG. 2. — Segmentation de la bandelette embryonnaire (G × 40 ou G × 80). — Les embryons sont dessinés en position latérale (L), ventrale (V) et dorsale (D).

Age approximatif des germes : Stade 6 : 6 heures ; Stade 7 : 6 heures 10 ; Stade 8 : 6 heures 30 ; Stade 9 : 7 heures.

be, bandelette embryonnaire ; *lb*, segment labial ; *ld*, lobe dorsal ; *lo*, invagination du lobe optique ; *Lp*, lobe procéphalique ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *s*, séreuse ; *sc*, sillon céphalique ; *st*, stomodeum.

Le bord latéral de chaque lobe procéphalique vient toucher le bord externe du segment mandibulaire et celui du segment maxillaire.

Les trois segments gnathaux sont particulièrement nets. Le segment mandibulaire est limité à la face ventrale du germe, il est peu étendu transversalement. Aucune ébauche appendiculaire n'y est décelable. En revanche, sur le segment suivant, les ébauches des mâchoires sont apparues. Elles sont assez développées et s'allongent perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur du germe. Les appendices labiaux ont la même orientation, mais ils sont plus petits. A leur base, donc en position assez latérale, se creusent les invaginations des glandes salivaires. En avant du segment mandibulaire, un épaississement bilobé borde l'ouverture buccale [1] ; il doit correspondre aux lobes hypopharyngiens. Breuning le désigne par le terme de *Lippenwülste*.

Le clypéo-labre, auquel s'ajoute un peu de matériel stomodéal pas encore invaginé, surplombe l'ouverture buccale. Il est très épais et un sillon le délimite nettement des lobes procéphaliques (Fig. 3 : 10D).

B. — Évolution de l'ébauche céphalique jusqu'à l'éclosion.

Nous suivrons séparément les transformations du gnathos, celles des lobes procéphaliques et du clypéo-labre.

1. — Gnathos [2].

La bandelette embryonnaire se raccourcit : son extrémité abdominale se rapproche peu à peu du pôle postérieur de l'œuf. Des modifications apparaissent dans le gnathos qui présente un tassement. Les deux lobes hypopharyngiens deviennent plus nets ; ils forment à l'ouverture buccale une lèvre inférieure plus échancrée. Les appendices maxillaires, devenus légèrement bilobés, s'allongent vers l'arrière, se glissant entre le segment labial et les lobes procéphaliques (fig. 3 : 11, 12). Les appendices labiaux commencent à se rapprocher l'un de l'autre. Les invaginations des glandes salivaires deviennent plus profondes et s'ouvrent chacune, à la surface de l'embryon, par une fente plus étroite. A leur tour, ces ouvertures se rapprochent progressivement l'une de l'autre et fusionnent dans le plan sagittal (fig. 3 : 12V).

1. Pour plus de commodités, je garderai le terme d'ouverture buccale au cours de ma description pour désigner l'ouverture du tube digestif même lorsque cela ne correspondra plus à la définition exacte de la bouche.
2. Nous désignons par gnathos l'ensemble des segments mandibulaire, maxillaire et labial.

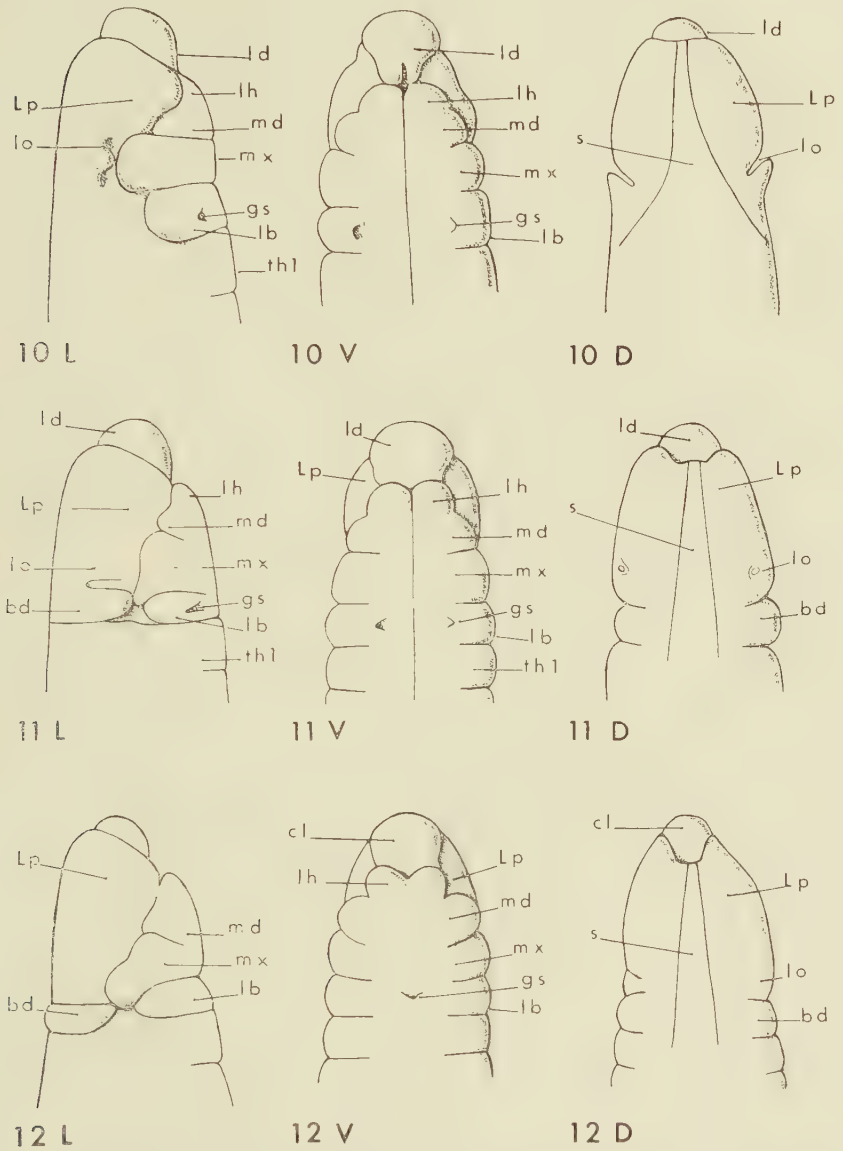


FIG. 3. — Céphalogenèse : Tassement du gnathos (G × 80). — Les embryons sont dessinés en position latérale (L), ventrale (V) et dorsale (D).

Age approximatif des germes : Stade 10 : 7 heures 30 — 8 heures ; Stade 11 : 8 heures 30 ; Stade 12 : 9 heures 15.

bd, bourrelet dorsal ; *cl*, clypéo-labre ; *gs*, invagination des glandes salivaires ; *lb*, segment labial ; *ld*, lobe dorsal ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *lo*, emplacement de l'invagination du lobe optique ; *Lp*, lobe procéphalique ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *th* 1, segment prothoracique.

A ce stade, l'extrémité caudale de l'embryon a atteint le pôle postérieur de l'œuf ; le raccourcissement de la bandelette embryonnaire est donc achevé. Le gnathos reste le siège de mouvements qui vont le modifier profondément (fig. 4 : 13-15). Les lobes hypopharyngiens, très nettement séparés l'un de l'autre par une fissure médio-ventrale, commencent à pénétrer à l'intérieur de la cavité buccale. Le segment mandibulaire se rapproche de l'ouverture buccale et, ce faisant, il tend à encadrer latéralement les lobes hypopharyngiens. La région sternale du segment maxillaire s'étire, ce qui rejette sur les côtés les ébauches des mâchoires. Au contraire, les appendices labiaux continuent à se rapprocher de la ligne médio-ventrale (j'ai déjà signalé plus haut la fusion des territoires où s'invaginent les glandes salivaires). Ils sont très épais à ce stade et flanqués latéralement par les ébauches des mâchoires. Ils finissent par se souder, formant un labium impair. L'orifice des glandes salivaires s'ouvre dans la région sternale du segment, qui apparaît maintenant comme une aire triangulaire, plus transparente.

Les limites entre les divers segments du gnathos, nettes jusqu'alors, commencent à s'estomper, ce qui gêne l'observation. Les mouvements du gnathos vers l'avant continuent. Les régions latérales du segment mandibulaire se rapprochent davantage de l'ouverture buccale. Elles encadrent une zone médio-ventrale légèrement déprimée, composée vraisemblablement d'une partie — non encore invaginée — des lobes hypopharyngiens et de la région sternale du segment mandibulaire [1]. Ce territoire s'invagine et disparaît de la surface embryonnaire. Le labium forme alors, à l'ouverture buccale, une lèvre inférieure bilobée et épaisse (fig. 4 : 16V). Les parties latérales du segment mandibulaire apparaissent comme deux petits lobes qui flanquent l'ouverture buccale, à gauche et à droite.

Les appendices maxillaires et labiaux ont suivi le segment mandibulaire dans son mouvement, tout en conservant leurs rapports topographiques mutuels. La partie sternale des segments labial et prothoracique s'étire, devient de plus en plus mince et transparente. Les ébauches des mâchoires se sont estompées : ce ne sont plus désormais que de simples épaississements de l'épiderme. Elles restent très latérales, dans le prolongement des lobes mandibulaires (fig. 4 : 15L, 16L).

Le labium s'invagine à son tour presque complètement ; la seule petite partie restée externe formera la lèvre inférieure de l'ouverture

1. Je n'ai pu suivre l'évolution de la partie sternale du segment maxillaire.

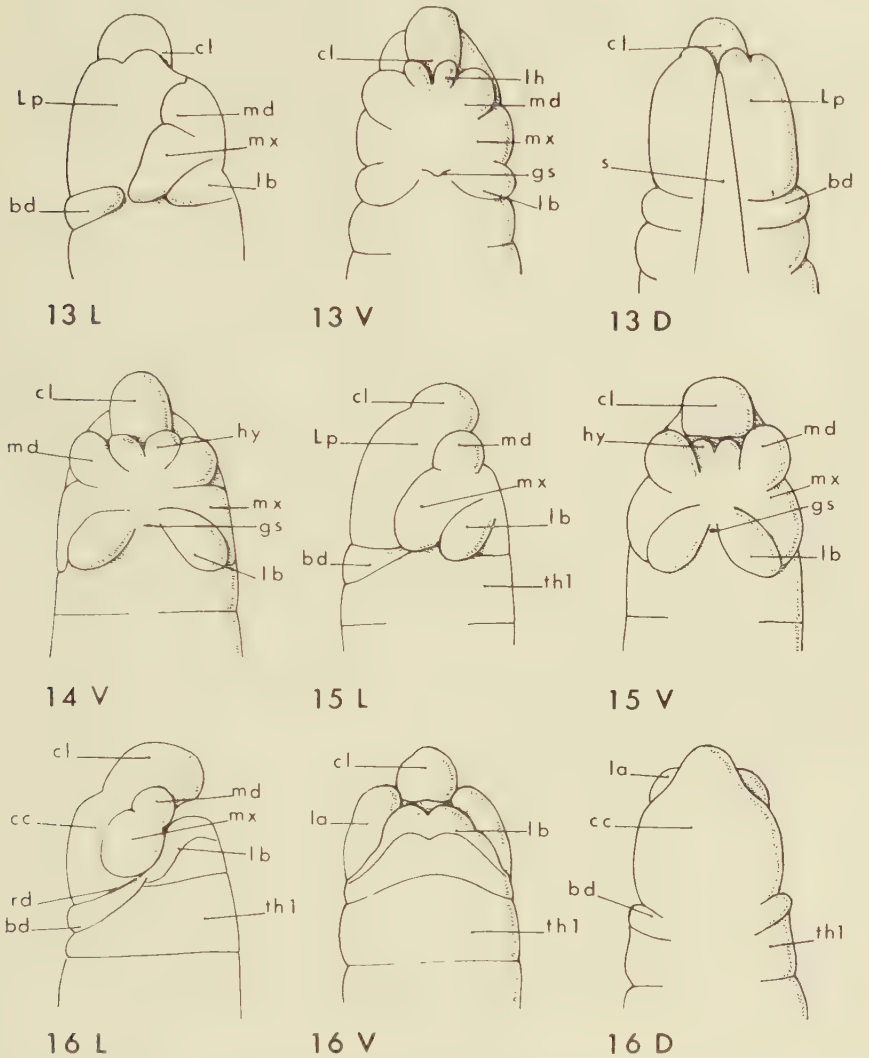


FIG. 4. — Céphalogenèse — Tassement du gnathos (suite) et début de l'involution de la tête (G × 80). — Les embryons sont dessinés en position latérale (L), ventrale (V) et dorsale (D).

Age approximatif des germes : Stade 13 : 10 heures 40 ; Stade 14 : 11 heures ; Stade 15 : 11 heures 05 ; Stade 16 : 11 heures 15.

bd, bourrelet dorsal ; *cc*, capsule céphalique ; *cl*, clypéo-labre ; *gs*, invagination des glandes salivaires ; *hy*, région hypopharyngienne ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, labium ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *Lp*, lobe procéphalique ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *rd*, repli dorsal ; *th* 1, segment prothoracique.

buccale définitive, c'est-à-dire de « l'ouverture atriale » de la larve (fig. 5 : 17-20 et fig. 6). Les segments mandibulaire et maxillaire constituent deux lobes (gauche et droit) qui remontent latéralement et deviennent

tout à fait antérieurs. En raison de cette position qui est définitive chez l'asticot, j'appellerai ces deux lobes « lobes antérieurs ». Sur chacun d'eux, une petite encoche sépare encore pendant un certain temps ce qui est mandibulaire et ce qui est maxillaire. Les deux lobes fusionnent enfin, sauf à l'emplacement de l'ouverture atriale, et constituent l'extrémité antérieure de l'asticot.

Le moment me paraît venu de souligner que pendant une partie du développement, les mouvements du gnathos repérés chez l'embryon de *Calliphora* ressemblent d'une façon étonnante à ceux observés chez d'autres Insectes. Le tassement du gnathos s'accompagne de certains déplacements des appendices : ceux du segment labial se rapprochent du plan sagittal et se soudent en un labium impair, les ébauches des mâchoires prenant au contraire une position plus latérale. Ces mouvements se retrouvent chez les autres Insectes : ils peuvent être suivis notamment sur les dessins que Weismann donne pour *Chironomus* [1]. L'invagination des lobes hypopharyngiens et des régions sternales antérieures du gnathos chez *Calliphora* nous rappelle la formation de l'hypopharynx des Insectes.

Mais à partir du stade 16, nous observons une exagération dans les mouvements du gnathos : les segments mandibulaire et maxillaire prennent une position tout à fait antérieure, bien en avant de l'ouverture buccale. Quant au labium, au lieu de se rabattre vers l'avant et de surplomber l'ouverture buccale, il s'invagine en grande partie à son tour.

2. — Lobes procéphaliques ; clypéo-labre.

Un bourrelet apparaît au stade 11 (fig. 3), de chaque côté de l'embryon, en arrière de l'invagination du lobe optique. Il offre, in vivo, un aspect vaguement appendiculaire (Breuning le désigne par X sur ses dessins). Il est au même niveau transversal que le segment labial et nettement en avant du prothorax. Il appartient donc très vraisemblablement au lobe procéphalique.

L'invagination de chaque lobe optique forme une échancrure de plus en plus profonde ; mais rapidement, les deux bords de l'invagination se rapprochent, se soudent et délimitent un orifice circulaire placé un peu en retrait sur le bord des lobes procéphaliques (fig. 3 : 11 L, 11D). L'em-

1. Voir Weismann (1864), Pl. II et III. Les parties latérales du segment mandibulaire subissent chez *Calliphora* une rotation qu'il m'a été difficile de comparer à celle que l'on peut observer chez d'autres Insectes.

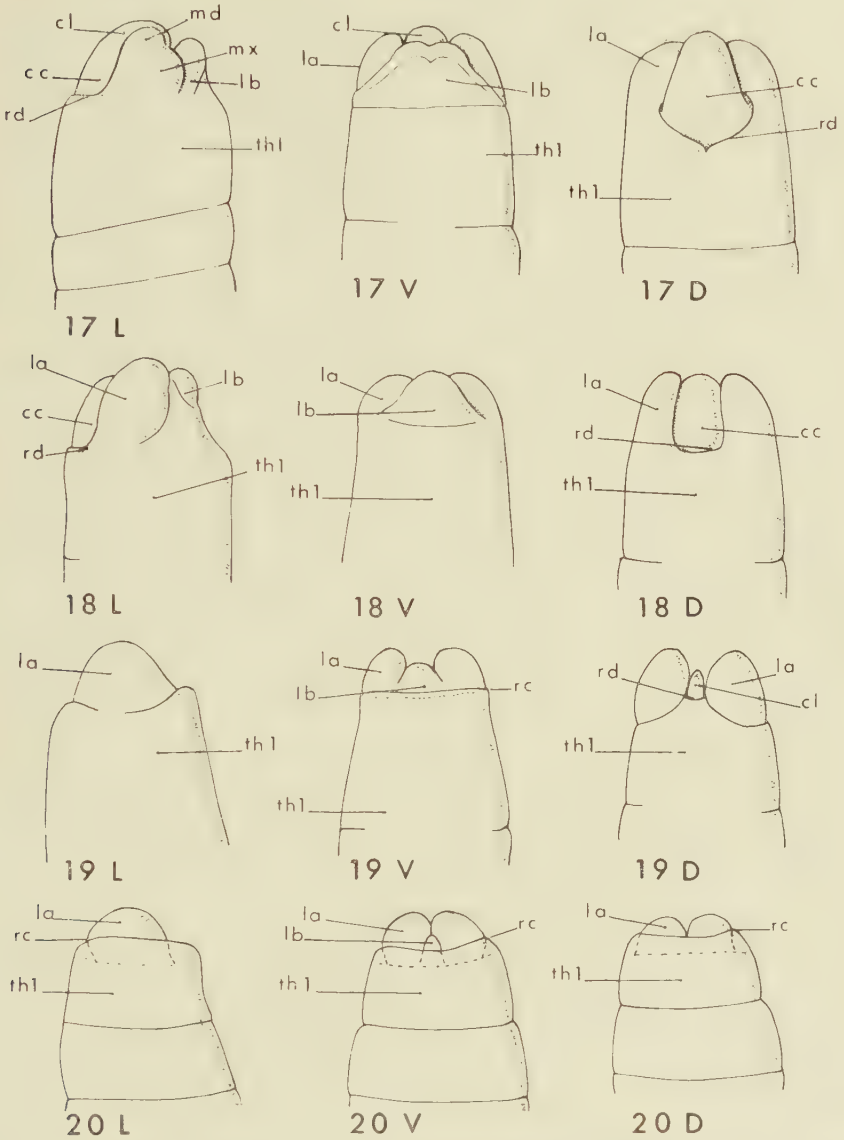


FIG. 5. — « Involution de la tête » (G × 80). — Les embryons sont dessinés en position latérale (L), ventrale (V) et dorsale (D).

Age approximatif des germes : Stade 17 : 12 heures 20 ; Stade 18 : 12 heures 40 ; Stade 19 : 13 heures 05 ; Stade 20 : 13 heures 35.

cc, capsule céphalique ; *cl*, clypéo-labre ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, région labiale ; *md*, région mandibulaire ; *mx*, région maxillaire ; *rc*, repli circulaire ; *rd*, repli dorsal ; *th* 1, segment prothoracique.

placement de l'ébauche du lobe optique se laisse déceler pendant quelque temps encore par une petite tache plus transparente.

Chez les embryons d'Insectes, le tassement du gnathos fait en général

basculer dorsalement les lobes procéphaliques. Ce mouvement est rendu visible par le changement d'orientation des ébauches antennaires. Chez *Calliphora*, l'absence d'antennes nous empêche de constater si un tel mouvement se produit. Cependant, la forme du rebord qui surplombe le clypéo-labre se modifie : d'abord légèrement concave, le rebord se recourbe en U. Cette déformation pourrait indiquer une remontée de la paroi latérale des lobes procéphaliques vers l'avant (fig. 3 : 10D-12D). Le segment mandibulaire, par la position qu'il prend de chaque côté des lobes hypopharyngiens, repousse vers le côté dorsal les lobes procéphaliques (fig. 4 : 13 L, 13D). Ces derniers commencent d'ailleurs à fusionner dans leur partie antérieure. La fermeture dorsale de la capsule céphalique progresse rapidement vers l'arrière ; elle est achevée au stade 16 (fig. 4).

La longueur de la capsule céphalique mesurée médio-dorsalement ne varie pas jusqu'au stade 12 inclus (fig. 3). La région postérieure de la capsule paraît donc reculer par rapport au gnathos qui se tasse vers l'avant. L'ébauche des lobes optiques, primitivement repérable, au même niveau que la partie antérieure du segment maxillaire, devient alors toute proche de l'extrémité distale de la mâchoire. De même, le bourrelet dorsal (X) apparaît placé entre les segments labial et prothoracique.

Mais à partir du stade 13 (fig. 4), la longueur des lobes procéphaliques diminue. Ce raccourcissement est plus important latéralement que dorsalement si bien que le bourrelet, jusqu'alors perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de l'embryon, prend une direction de plus en plus oblique. Ses deux bords latéraux avancent vers l'avant, à la même vitesse que le gnathos, tandis que sa partie dorsale tend à rester plus en arrière. Un sillon sépare nettement le bourrelet du prothorax. Ce dernier s'étire, sa paroi devient plus mince et très transparente.

En même temps, le clypéo-labre s'allonge et se recourbe. La région labrale se rabat au-dessus de l'ouverture buccale comme chez les autres Insectes (fig. 4 : 14-16).

Nous avions vu que jusqu'au stade 16 les mouvements de la région gnathale amenaient les divers segments du gnathos autour de l'ouverture buccale. Au stade 16, la capsule céphalique est complètement refermée dorsalement et sa longueur a diminué médio-dorsalement du quart de sa valeur primitive. A ce stade, nous voyons s'ébaucher le « repli dorsal » caractéristique des embryons de Cyclorrhaphes. Sa formation et son évolution sont très rapides et difficiles à observer en raison du faible

contraste au niveau de la capsule céphalique. De chaque côté de l'embryon, le repli apparaît sur le bord antérieur du bourrelet, très près des territoires gnathaux (fig. 4 : 16L). Cette première étape dans la formation du repli dorsal n'avait pas été décelée par nos prédécesseurs. Notre observation permettra peut-être de mieux comprendre comment se crée l'anatomie si particulière de la région antérieure de la larve (voir chapitre IV).

Le repli s'étend alors vers la région dorsale de la capsule céphalique, en même temps que le bourrelet s'estompe. Devenu concave et dorsal, le repli avance avec les lobes antérieurs et recouvre peu à peu la capsule céphalique (fig. 5 : 17-19). Au cours de cette « involution de la tête », les lobes antérieurs sont rejetés vers le côté dorsal, si bien que le repli devient de plus en plus étroit. Finalement, le clypéo-labre à paroi très mince et transparente est recouvert lui aussi, progressivement, par le repli dorsal. Lorsque le clypéo-labre n'apparaît plus que comme un petit cône entre les lobes antérieurs (fig. 5 : 19D), un deuxième repli prend naissance ventralement, au niveau du prothorax ; il devient très vite circulaire. Par la suite, il sera visible ou non suivant l'état de rétraction ou d'extension de l'animal.

C. — La larve à l'éclosion. Problèmes posés par la céphalogenèse de Calliphora.

« L'involution de la tête » achevée, un squelette céphalo-pharyngien est sécrété. Pendant les quelques heures qui précèdent l'éclosion, l'aspect de la larve reste le même (fig. 6). L'extrémité antérieure du futur asticot est légèrement bilobée ; deux paires d'organes sensoriels y font saillie. Ventralement, la cavité atriale apparaît triangulaire, bordée par une lèvre inférieure lobée, d'origine labiale. Deux paires de gouttières ou « pseudotrachées » convergent de chaque côté vers l'ouverture atriale. Deux crochets buccaux noirs sortent de la cavité atriale [1] ; ils sont peu puissants et n'ont que deux denticules. Le squelette céphalo-pharyngien, fortement pigmenté, lui aussi, est visible par transparence. Il a été souvent décrit ; nous adopterons la même nomenclature que Wahl (1914). Les crochets buccaux s'articulent à une pièce en forme de H, sécrétée par le plancher cibarial et composée de deux fines baguettes longitudinales, reliées par une barre transverse plus épaisse. Entre les crochets émerge

1. Cavité située en avant du cibarium chez les larves de Cyclorrhaphes.

la « dent médiane », formation propre au premier stade larvaire ; elle ne réapparaît pas après la première mue. Elle se continue par deux arêtes ventrales importantes qui renforcent le cibarium. Ces arêtes sont unies, par deux plaques céphalo-pharyngiennes latérales, à deux épines dorsales plus courtes, qui fusionnent en avant en un pont dorsal. Les épines

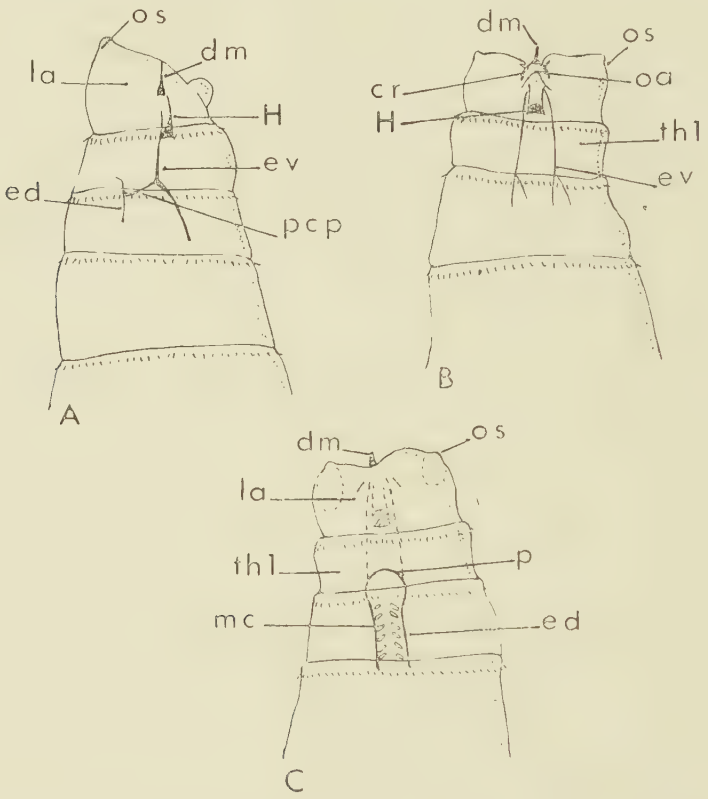


Fig. 6. — Asticot à l'éclosion (G × 120). — A : vue de profil ; B : vue ventrale ; C : vue dorsale.
cr, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *ed*, épine dorsale ; *ev*, épine ventrale ; *H*, pièce en forme de H ; *la*, lobe antérieur ; *mc*, muscles cibariaux ; *os*, emplacement des organes sensoriels ; *p*, pont dorsal ; *pcp*, plaque céphalo-pharyngienne ; *th* 1, segment prothoracique.

dorsales sont sécrétées par la paroi d'une « poche dorsale » située au-dessus du cibarium et qui se forme au cours de l'involution de la tête.

Cette anatomie si spéciale de l'extrémité antérieure de la larve des Cyclorrhaphes provient, comme nous l'avons vu, d'une déviation tardive du développement d'une ébauche céphalique tout à fait normale, avec un gnathos et des lobes procéphaliques bien typiques. Malheureusement, au moment de « l'involution de la tête », les limites des divers composants

céphaliques s'estompent et il devient alors très difficile de les suivre in vivo. Nous retrouverons les mêmes difficultés lors de l'étude histologique des embryons ; cela m'amènera à vérifier ou à compléter les résultats de mes observations par les données que pourront fournir des expériences d'ablations électives.

J'essaierai d'abord de donner une interprétation satisfaisante de l'extrémité antérieure de la larve, objet de nombreuses divergences d'opinion. Pour certains auteurs, l'extrémité antérieure appartient au thorax ; elle est alors nommée un « pseudocephalon ». Pour Weismann (1864), les lobes antérieurs sont formés par le segment maxillaire. D'après les dessins de Breuning (1957), c'est surtout le segment mandibulaire qui semble participer à la genèse de ces lobes. Après avoir soigneusement observé le développement des embryons in vivo, je pense que les deux segments mandibulaire et maxillaire constituent au moins une grande partie des lobes antérieurs, mais une participation de la région latérale du labium ne me semble pas exclue.

Nombreuses sont également les divergences au sujet des crochets buccaux. Breuning n'a pu indiquer l'origine des crochets et montre la nécessité de trouver une technique de marquage pour suivre les mouvements des divers territoires de l'embryon. Les crochets ont été considérés tour à tour, soit comme des mandibules (Holmgren 1904, Ludwig 1949, Schremmer 1956), soit comme des mâchoires (de Meijere 1917), soit comme des formations maxillo-mandibulaires (Bischoff 1922, 1924), soit comme des néoformations (Weismann 1864, Wahl 1914, Snodgrass 1924). A l'heure actuelle on admet généralement dans les précis ou dans les traités (Imms 1948, Séguy 1951, Weber 1954) que les crochets sont de nature mandibulaire : ceci, pour des raisons d'ordre anatomique.

Les deux paires d'organes sensoriels situées à l'extrémité antérieure de la larve sont considérées, d'après leur innervation, l'une comme des organes maxillaires, l'autre comme des organes antennaires. Il reste à vérifier leur origine embryologique et, dans le cas de la deuxième paire, à expliquer son emplacement définitif.

Dans le chapitre III, nous suivrons le développement du stomodeum et de ses dérivés, puis celui du cibarium. Cette formation préorale semble poser peu de problèmes anatomiques ; cependant il m'a paru nécessaire de préciser quelles régions embryonnaires participent à sa genèse.

S'il est déjà reconnu que le clypéo-labre forme une partie importante de la poche dorsale, la composition exacte de cette dernière n'est pas

complètement comprise ; de nombreux détails anatomiques restent obscurs. J'essaierai de les expliquer dans le chapitre IV.

Enfin, dans un dernier chapitre, j'essaierai de donner une vue d'ensemble de la céphalogenèse chez *Calliphora*, telle qu'elle m'est apparue en définitive au terme de cette étude.

Chapitre II.

LOBES ANTÉRIEURS DE LA LARVE

Les méthodes histologiques ne permettent pas à elles seules de préciser l'origine de l'extrémité antérieure de la larve (lobes antérieurs). Des expériences microchirurgicales se sont révélées indispensables : j'ai supprimé électivement divers segments gnathaux au stade bandelette embryonnaire segmentée, puis j'ai observé quelles déficiences présentaient alors les lobes antérieurs de la larve. J'ai également essayé d'identifier les diverses formations des lobes antérieurs : organes sensoriels, pseudotrachées et crochets buccaux. Grâce aux résultats obtenus, nous serons en mesure de donner une interprétation plus exacte des mouvements qui aboutissent à l'édification de l'extrémité antérieure de la larve.

A. — Origine des lobes antérieurs.

1. — Ablation du gnathos.

D'après l'observation vitale des embryons, il semble que seul le gnathos participe à l'édification des lobes antérieurs. J'ai voulu m'en assurer par l'ablation du gnathos entier. Malheureusement cette opération amène des perturbations importantes dans la céphalogenèse : le repli dorsal se forme mal et une grande partie du clypéo-labre reste externe. L'anatomie des larves est trop bouleversée pour être interprétée en détail.

L'ablation du gnathos sur un côté seulement de l'embryon (fig. 7)

donne des résultats plus faciles à analyser [1]. L'opération ne perturbe pas les mouvements de la céphalogenèse. Du côté intact, qui sert de témoin, les 1/2 segments gnathaux remontent vers l'ouverture buccale ; l'appendice maxillaire et la région mandibulaire prennent une position latérale

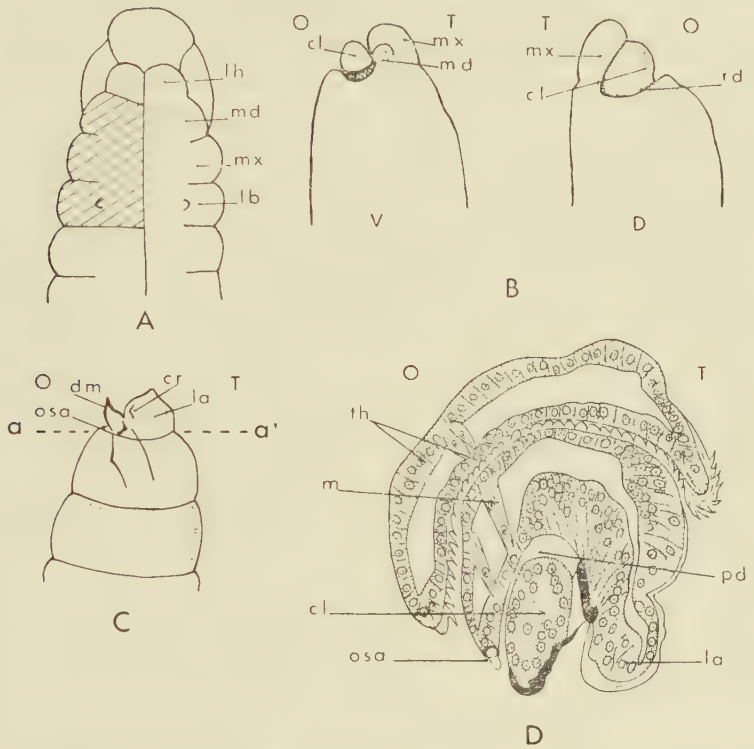


FIG. 7. — Ablation du demi-gnathos droit.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Schéma de l'embryon opéré pendant « l'involution de la tête », en vue ventrale (V) puis dorsale (D) (G × 80). — C : Schéma de l'opéré au moment de l'éclosion, en vue ventrale (G × 80). — D : Coupe transversale schématique de l'opéré au moment de l'éclosion. Elle passe par le niveau a a' indiqué figure C (G × 280).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *cl*, clypéo-labre ; *cr*, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, segment labial ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *pd*, poche dorsale ; *rd*, repli dorsal ; *th*, thorax.

puis participent à l'édification d'un lobe antérieur. Le 1/2 segment mandibulaire reste cependant plus ventral que chez les embryons normaux. Le repli dorsal apparaît ; il recouvre peu à peu la capsule céphalique. En résumé, du côté témoin, la larve possède un lobe antérieur

1. Chez certains opérés, le lobe hypopharyngien a été entraîné avec le 1/2 gnathos dans l'extraovat. Ceci ne modifie pas les résultats en ce qui concerne le lobe antérieur, puisque normalement le lobe hypopharyngien participe à la formation du cibarium (ch. III).

bien constitué, ce lobe s'est simplement refermé sur lui-même, ce qui amène le crochet buccal en position latéro-ventrale. Une cavité atriale n'a pu se former et la dent médiane reste externe. Du côté opéré, le lobe antérieur est absent : ceci démontre son origine gnathale. Je signalerai que toutefois, un organe sensoriel « antennaire » bien typique est observé en avant du prothorax, du côté opéré (fig. 7D). Il nous faudra, d'une part, vérifier son origine, d'autre part, expliquer sa présence dans un territoire gnathal chez la larve normale.

2. — Ablation élective des différents segments gnathaux.

Par des ablations partielles du gnathos, j'ai essayé d'évaluer la participation des divers segments à la formation des lobes antérieurs.

Les ablations de 1/2 segments permettent de comparer le lobe obtenu du côté opéré à un lobe typique (celui du côté intact). On évite ainsi les erreurs dues à un état de rétraction plus ou moins prononcé des larves lors de la fixation. Les coupes frontales se sont révélées les plus favorables pour délimiter les deux lobes antérieurs. Sur ces sections j'ai mesuré, chez chaque sujet, le rapport entre les volumes des deux lobes antérieurs, suivant une méthode classique [1].

Malgré les précautions prises, j'ai constaté de grandes variations dans mes résultats. Ces variations proviennent, en partie, de la difficulté rencontrée pour délimiter avec certitude les lobes antérieurs entre eux ou par rapport au prothorax. Elles proviennent aussi, très probablement, des différences individuelles dans les phénomènes de cicatrisation post-opératoire. Je n'ai pu effectuer de mesures très nombreuses, car, à la difficulté de réaliser des ablations très précises s'ajoute celle d'obtenir des coupes frontales extrêmement bien orientées des opérés. Cependant, cette méthode nous donne quelques indications sur la participation des différents segments à la genèse des lobes antérieurs.

Après ablation d'un ½ segment maxillaire, le lobe antérieur est réduit d'au moins 60 % du côté opéré. Si nous enlevons seulement la région appendiculaire, le lobe antérieur est toujours réduit de 40 à 50 %. Donc c'est le segment maxillaire, et surtout sa portion appendiculaire, qui constitue la plus grande partie de l'extrémité antérieure de la larve.

1. Les sections successives de chaque lobe antérieur ont été dessinées à la chambre claire sur du bristol d'épaisseur constante. Leurs dessins sont ensuite découpés et pesés. Le rapport entre les poids obtenus pour chacun des lobes correspond à celui de leur volume.

Si nous supprimons le 1/2 segment labial, ou sa partie latérale seulement, le lobe antérieur est plus petit ; son volume est diminué d'environ 25 %.

Le segment mandibulaire, très petit, est difficile à enlever d'un seul côté de l'embryon ; il est généralement entraîné en entier dans l'extraovat. Les mesures des lobes antérieurs obtenus après ablation simultanée des 1/2 segments maxillaire et labial nous fournissent une indication indirecte sur la participation du segment mandibulaire. Après ce genre d'opération, le lobe antérieur est réduit à 15 % de sa valeur normale. Nous pouvons considérer que seuls le segment mandibulaire et l'organe sensoriel « antennaire » constituent, dans ces conditions, le petit lobe antérieur restant. Une fois soustrait le volume de l'organe sensoriel « antennaire », nous constatons que le segment mandibulaire doit former entre 11 et 12 % de l'extrémité antérieure de la larve.

Les trois segments du gnathos participent donc, à des degrés divers, à la genèse de l'extrémité antérieure de la larve. Les ébauches appendiculaires, spécialement celles du segment maxillaire, constituent la majeure partie des deux lobes. Seuls les organes sensoriels « antennaires » ont une origine extra-gnathale.

B. — Origine des diverses formations des lobes antérieurs.

1. — Organes sensoriels.

Selon Weismann (1864, p. 68), les deux organes sensoriels les plus dorsaux des lobes antérieurs représentent les antennes de la larve, les deux autres étant, sans aucun doute, des palpes maxillaires. Ces conclusions sont généralement admises. Hertweck (1931) en particulier reprend les termes d'organes sensoriels antennaires et maxillaires dans son étude sur le système nerveux et les organes des sens de *Drosophila melanogaster*. Bolwig (1945-1946) utilise une terminologie plus prudente : il nomme les premiers « dorsal papillae », les seconds « terminal organs ». Jusqu'à présent les seuls arguments pour l'interprétation classique que nous venons de signaler, sont fondés sur l'innervation des deux paires d'organes. Comme le remarque Snodgrass (1953), ces arguments ne sont guère probants, car les nerfs de la région antérieure de la larve sont complexes. Le nerf qui innerve l'organe « antennaire » fait partie du nerf labro-

frontal ; celui qui se dirige vers l'organe « maxillaire » innerve la majeure partie de la musculature de la région antérieure et Ludwig (1949) le nomme « mandibular-maxillary-labial nerve ».

Nous pouvons retenir des travaux de nos prédécesseurs l'origine sûrement céphalique de ces organes sensoriels (Ludwig en 1949, Poulson in Demerec, p. 223 en 1950). J'ai essayé de la préciser.

Organes sensoriels antennaires.

Lorsque l'on enlève le lobe hypopharyngien sur un côté de l'embryon au stade 10, on constate fréquemment l'absence de l'organe sensoriel « antennaire » du côté opéré de la larve. L'ébauche présomptive de l'organe antennaire est donc située, au moment de l'opération, très près du lobe hypopharyngien et de l'ouverture buccale. Son emplacement correspondrait donc bien à celui de l'ébauche antennaire chez les embryons d'autres Insectes.

Au stade 12, l'ébauche de cet organe sensoriel est discernable ; elle apparaît comme un épaississement de la paroi ectodermique, étroitement rattaché au cerveau (fig. 8A). Sa relation avec le deutocerebron apparaît très vraisemblable ; il est possible de l'affirmer à un stade plus tardif, vers le stade 16 (fig. 8B). Les fibres nerveuses qui relient l'ébauche au cerveau sont d'abord groupées en un nerf antennaire distinct. La racine de ce nerf est très proche de celle du nerf labral ; elle fusionne avec elle tardivement, une fois que « l'involution de la tête » est achevée.

Organes sensoriels maxillaires.

Au stade 12, deux épaississements de taille inégale apparaissent très près l'un de l'autre sur le gnathos, de chaque côté de l'embryon. Le plus important est plus latéral et plus antérieur que l'autre. Tous les deux sont en relation avec la chaîne nerveuse ventrale (fig. 9A). Ces épaississements représentent les ébauches de deux organes sensoriels différents. Ils émigrent vers l'avant (voir p. 40). A la fin du développement, l'ébauche la plus petite se trouve placée ventralement près des pseudotrachées (fig. 9B) : c'est « l'organe ventral » décrit par Hertweck (1931), Bolwig (1945). L'autre ébauche est celle de l'organe sensoriel « maxillaire » (terminal organ de Bolwig). Le même nerf innerve ces deux organes sensoriels.

J'ai pu préciser à quel segment gnathal ils appartiennent, à la fois

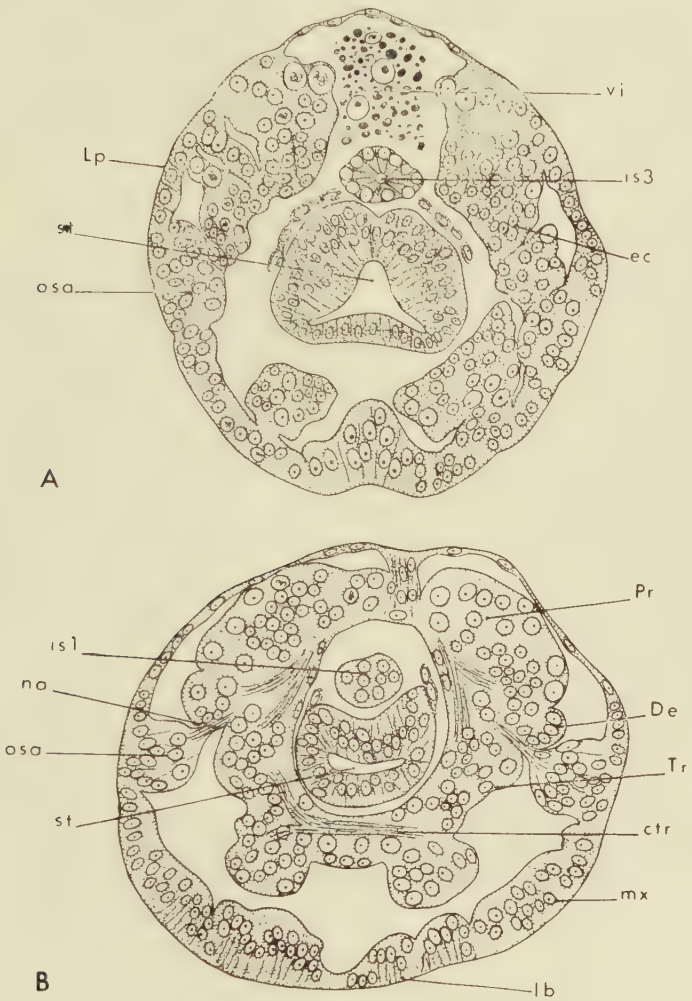


FIG. 8. — Développement de l'organe sensoriel antennaire (G × 280).
A : Coupe transversale au stade 12. — B : Coupe transversale au stade 16.
ctr, commissure tritocérébrale ; *De*, deutocerebron ; *ec*, ébauche du cerveau ; *is* 1, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *lb*, labium ; *Lp*, lobe procéphalique ; *mx*, segment maxillaire ; *na*, nerf antennaire ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *Pr*, protocerebron ; *st*, stomodeum ; *Tr*, tritocerebron ; *vi*, vitellus.

par l'examen histologique d'embryons d'âges différents et par l'étude des résultats d'ablations.

Au moment où les deux épaississements deviennent visibles (stade 12), les ébauches ganglionnaires sont encore reliées à la paroi ectodermique par l'intermédiaire du cordon médian. L'aspect de ce dernier n'est pas le même selon que la section transversale passe par une région interseg-

mentaire ou par le milieu d'un segment. Ceci permet de repérer les limites des divers segments. J'ai pu ainsi constater que ces organes sensoriels appartiennent au segment maxillaire. Leurs ébauches sont situées plutôt

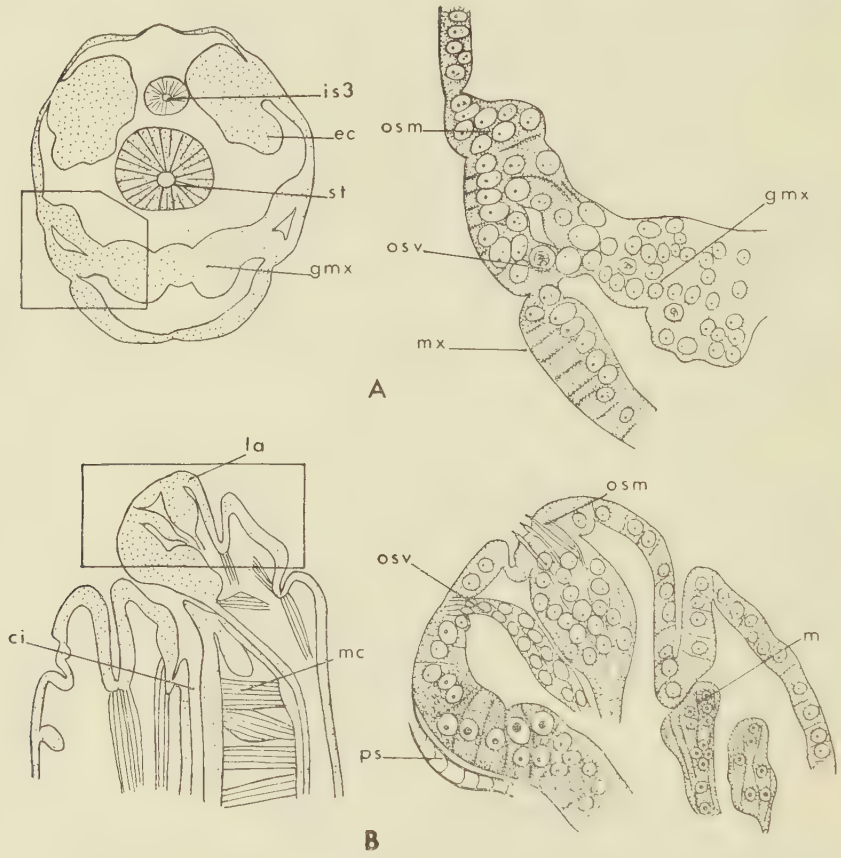


FIG. 9. — Développement des organes sensoriels maxillaire et « ventral » (G × 170 ou G × 410).

A : Coupe transversale d'un embryon un peu après le stade 12. — B : Coupe sagittale d'un embryon 3 à 4 heures avant l'éclosion. (Les figures A et B comportent à droite le dessin agrandi de la partie encadrée de celui de gauche).

ci, cibarium ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gmx*, ganglion maxillaire ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *la*, lobe antérieur ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *mx*, segment maxillaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *osv*, organe sensoriel ventral ; *ps*, pseudotrachée ; *st*, stomodeum.

dans la moitié antérieure du segment. Leur appartenance au segment maxillaire est confirmée par les résultats d'ablations électives : si l'on enlève un 1/2 segment maxillaire à l'embryon, l'organe sensoriel « maxillaire » [1] est absent du côté opéré, chez la larve (fig. 11, Pl. II, 1-4).

1. Je n'ai recherché chez les opérés que la présence ou l'absence de l'organe sensoriel maxillaire, dont la structure est bien caractéristique. L'organe ventral ne présente pas de particularité ; il a le même aspect que d'autres petites formations sensorielles. Il m'a semblé plus prudent de ne pas en tenir compte.

Si ces organes sensoriels sont sûrement maxillaires, il me semble difficile d'affirmer qu'ils représentent les palpes maxillaires de la larve, ainsi que le faisait Weismann, car nous ne trouvons pas trace de palpes sur l'ébauche de la mâchoire, malgré sa formation vaguement bilobée.

2. — Crochets buccaux et pseudotrachées.

L'origine des crochets buccaux a été l'objet de nombreuses discussions : ces crochets sont-ils des mandibules, des mâchoires, des structures maxillo-mandibulaires ou des néoformations propres aux larves de Cyclorrhaphes ? Actuellement, ils sont généralement considérés comme les homologues des mandibules ou tout au moins comme des sclérites mandibulaires. Cependant, Snodgrass (1953) remarque que les comparaisons entre la forme, l'articulation, les insertions musculaires des crochets buccaux et celles des mandibules ne sont pas très favorables à une telle interprétation. Il souligne que la question ne peut être résolue par une étude de la métamorphose de l'appareil buccal. Mais il m'a paru possible d'aborder le problème par les méthodes de l'embryologie. Les techniques d'ablation m'ont permis de résoudre l'origine des crochets buccaux (Schoeller 1962) et, en même temps, celle des pseudotrachées.

J'ai d'abord voulu vérifier, par ablation du segment mandibulaire, si l'homologie entre crochets buccaux et mandibules était exacte. L'ablation du premier segment gnathal est très délicate par suite de sa petitesse et du manque de cohésion des tissus. De plus, l'opération amène fréquemment les mêmes bouleversements que ceux déjà indiqués pour l'ablation du gnathos entier. Cependant, chez quelques-uns de mes opérés, la céphalogenèse s'est déroulée normalement. L'extrémité antérieure de la larve est alors légèrement plus petite que chez les témoins ; elle possède néanmoins des pseudotrachées et deux crochets buccaux typiques (fig. 10, Pl. I, 1 et 3).

Si nous laissons en place le segment mandibulaire, mais en enlevant les deux autres segments gnathaux sur une moitié de l'embryon, nous constatons l'absence du crochet buccal et des pseudotrachées sur le côté opéré. Les crochets buccaux ne sont donc pas les homologues des mandibules mais appartiennent soit au segment maxillaire soit au segment labial.

Si nous supprimons un demi-segment maxillaire chez l'embryon, le lobe antérieur du côté opéré est réduit chez la larve ; le crochet buccal

et les deux pseudotrachées manquent. Du côté témoin, tout à fait normal, ils sont présents (fig. 11, Pl. II, 1-4). Par conséquent, les crochets buccaux, aussi bien que les pseudotrachées, ont une origine maxillaire.

Par des ablations partielles, il est possible de délimiter avec plus de

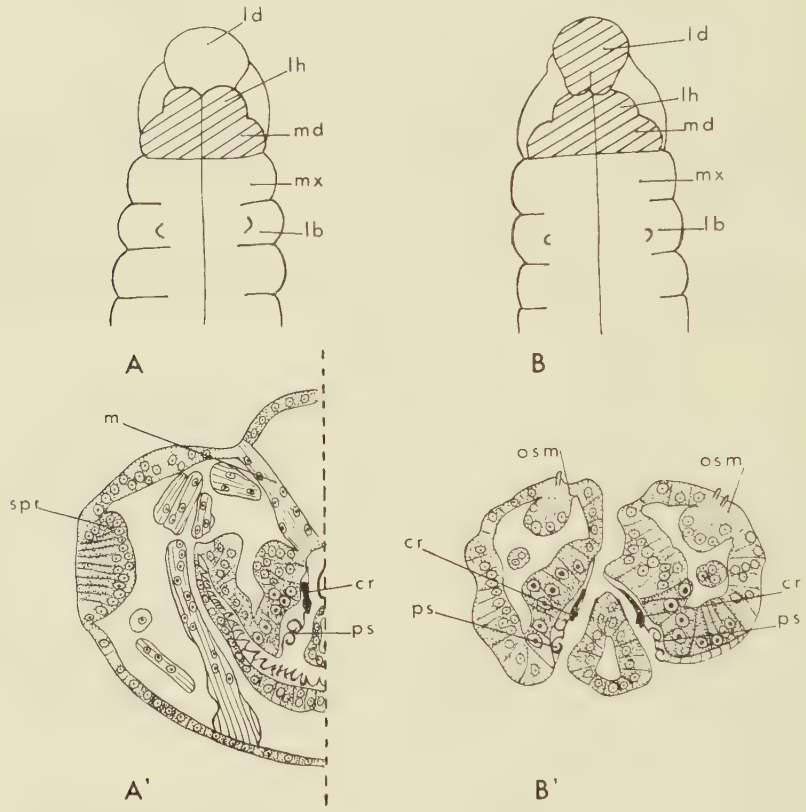


FIG. 10. — Présence des crochets buccaux et des pseudotrachées chez la larve, même après ablation du segment mandibulaire chez l'embryon.

A, B : schémas des opérations (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — A′ B′ : résultats des opérations. — A′ : Demi-coupe transversale schématique de l'opéré A à l'éclosion. — B′ : coupe transversale schématique de l'opéré B à l'éclosion (G × 280).

cr, crochet buccal ; *lb*, segment labial ; *ld*, lobe dorsal ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ps*, pseudotrachée ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique.

précision le territoire présomptif des crochets buccaux et des pseudotrachées. Lorsque la partie sternale du segment maxillaire est enlevée chez l'embryon, l'extrémité antérieure de la larve paraît normale lors d'un examen in toto : les pseudotrachées et les deux crochets buccaux sont présents (fig. 12, Pl. I, 2). Au contraire, après ablation de la région

appendiculaire seule, les pseudotrachées et le crochet buccal manquent du côté opéré (fig. 13).

L'examen histologique de la bandelette embryonnaire segmentée

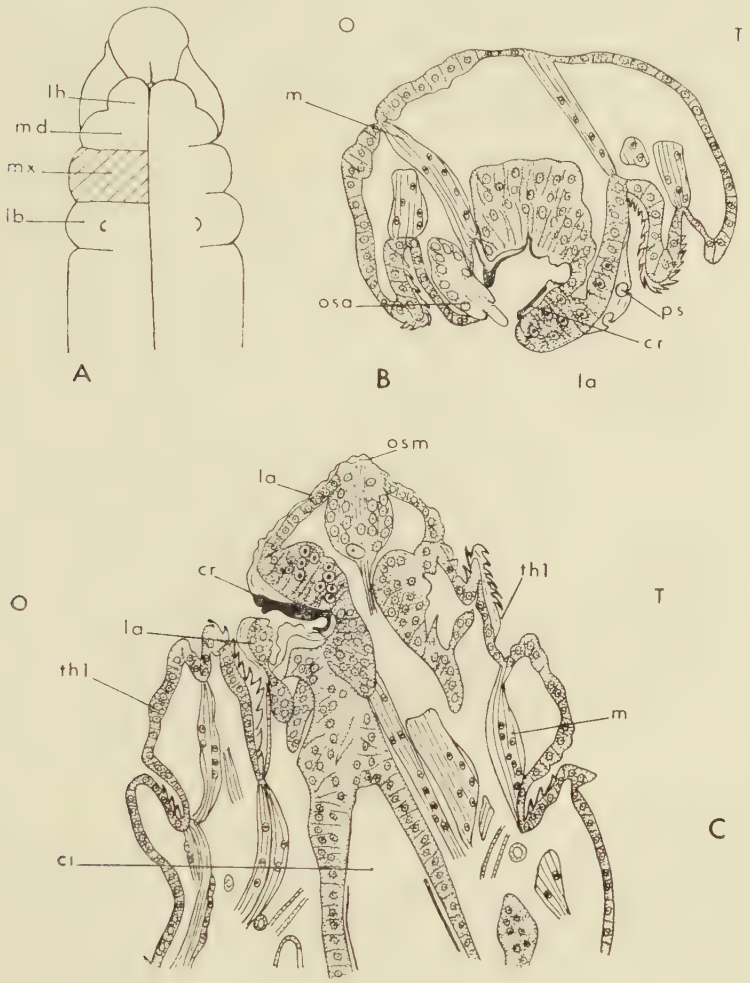


FIG. 11. — Ablation du demi-segment maxillaire droit.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B, C : Résultats de l'opération : coupe transversale et coupe frontale schématiques de 2 sujets à l'éclosion (G × 280).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *ci*, cibarium ; *cr*, crochet buccal ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, segment labial ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ps*, pseudotrachée ; *th* 1, segment prothoracique.

montre la présence de cellules d'un aspect particulier dans ce territoire « pseudotrachées-crochet » délimité expérimentalement (fig. 13B). Ces cellules sont plus grandes que les autres, elles ont un cytoplasme très

basophile, un noyau doté d'un nucléole volumineux. Elles gardent cet aspect pendant toute la fin du développement embryonnaire ; j'ai pu ainsi les suivre et découvrir que ce sont bien elles qui sécrètent les crochets buccaux et les pseudotrachées.

Des séries d'ablations montrent que les deux ébauches présomptives des pseudotrachées et du crochet sont déjà déterminées à l'intérieur du

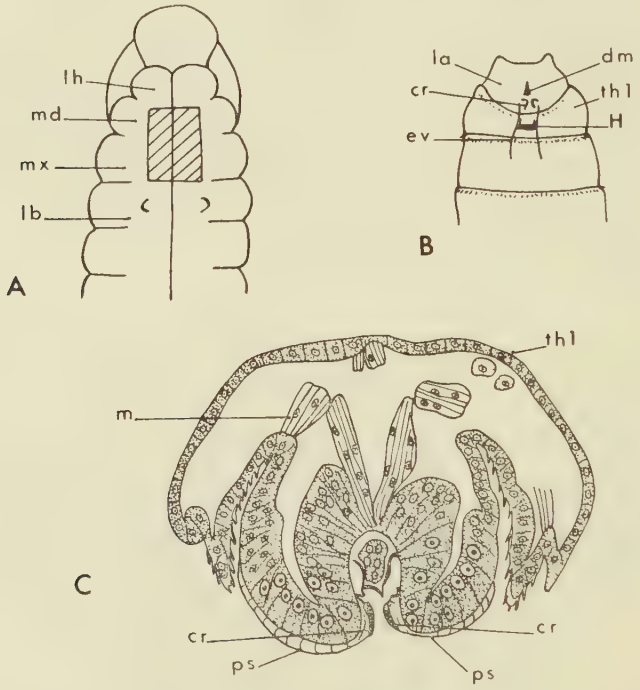


FIG. 12. — Ablation de la région sternale mandibulo-maxillaire.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Schéma de l'opéré à l'éclosion, en vue ventrale (G × 80). — C : Coupe transversale de l'opéré à l'éclosion. Elle passe par les crochets buccaux. (G × 280).

cr, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *ev*, épine ventrale ; *H*, pièce en forme de H ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, segment labial ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *ps*, pseudotrachée ; *th* 1, segment prothoracique.

territoire appendiculaire, au moment de l'opération. Je les ai localisées l'une par rapport à l'autre. D'après les résultats obtenus par suppression d'une zone plus ou moins large de l'ébauche de la mâchoire, le territoire présomptif des pseudotrachées occupe une position plus distale (ou dorsale) que celui du crochet. L'emplacement de l'ébauche présomptive du crochet a pu être précisé. Si l'on enlève, au stade 11, la partie de l'ébauche maxillaire, dépassant exactement la limite dorsale du segment mandibulaire, la larve a deux crochets, mais celui du côté opéré n'a pas

une forme typique : il est plus court et plus trapu (fig. 14, Pl. II, 5). Nous avons donc, au moment de l'opération, lésé son territoire qui, au stade 11, est placé dans le prolongement du bord dorsal du segment mandibulaire.

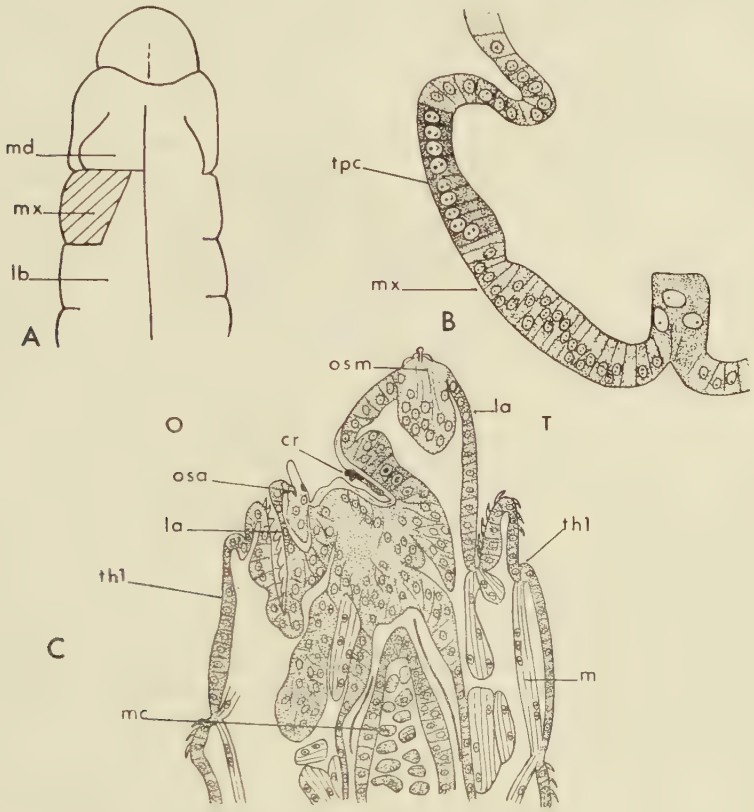


FIG. 13. — Ablation de la région appendiculaire du demi-segment maxillaire droit.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Coupe transversale schématique du demi-segment maxillaire droit d'un embryon au stade 10. Seul l'ectoderme est représenté (G × 280). — C : Résultat de l'opération A : coupe frontale schématique de l'opéré au moment de l'éclosion (G × 280).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *cr*, crochet buccal ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, segment labial ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *th* 1, segment prothoracique ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet ».

D'après les résultats d'ablation de partie antérieure ou postérieure du segment maxillaire [1], le territoire du crochet serait plus antérieur que celui des pseudotrachées.

1. Pour réaliser ce genre d'ablation, j'ai dû enlever, en même temps qu'une partie du segment maxillaire, soit le 1/2 segment mandibulaire, soit le 1/2 segment labial.

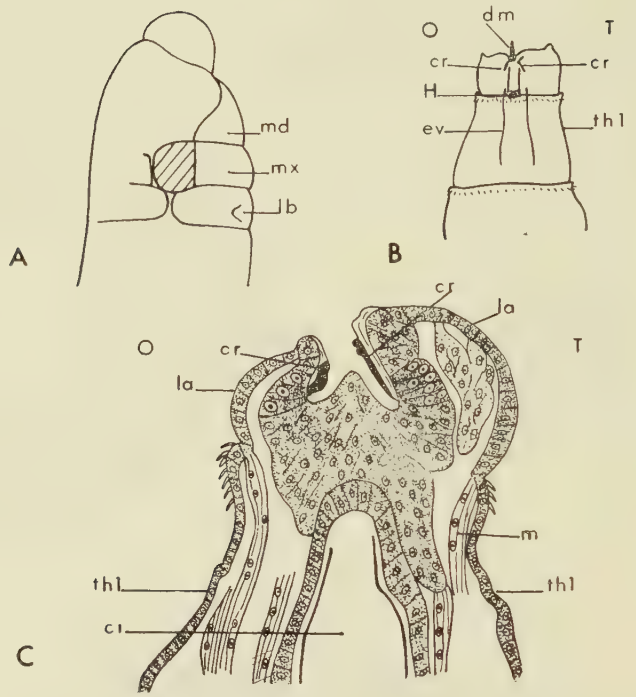


FIG. 14. — Localisation du territoire présomptif du crochet buccal, par ablation d'une partie du demi segment maxillaire droit.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Schéma de l'opéré à l'éclosion, en vue ventrale (G × 80). — C : Coupe frontale schématique, passant par les crochets buccaux (G × 280).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *ci*, cibarium ; *cr*, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *ev*, épine ventrale ; *H*, pièce en forme de H ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, segment labial ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *th* 1, segment prothoracique.

C. — **Migrations des ébauches de la céphalogenèse.**

Certains de mes résultats expérimentaux, comme, par exemple, l'origine gnathale des lobes antérieurs, se comprennent aisément d'après ce que nous savions déjà. Ces résultats vont me permettre de préciser les mouvements qui amènent les ébauches des crochets buccaux et des organes sensoriels à leur place définitive.

Je montrerai en même temps comment les organes sensoriels antennaires s'intègrent à un territoire uniquement gnathal. En effet, au premier abord, leur présence à l'extrémité des lobes antérieurs s'explique difficilement. Puisque ces organes sensoriels appartiennent aux lobes procéphaliques, on aurait pu s'attendre à les trouver sur la paroi de la poche dorsale, à l'intérieur de la larve.

Les déplacements des ébauches sont suivis sur des coupes transversales sériées d'embryons à divers âges (fig. 15). Au stade 10, seul le territoire « pseudotrachées-crochet » peut-être repéré grâce à l'aspect particulier de ses cellules (fig. 13B). Les différentes formations sensorielles ne sont bien visibles qu'au stade 12. C'est à partir de ce stade que nous suivrons les migrations des ébauches.

Le territoire « pseudotrachées-crochet » occupe la partie distale de l'appendice maxillaire. Celle-ci s'intercale, au stade 12, entre le bourrelet dorsal (X) et le labium (fig. 3 : 12L). Les ébauches des organes sensoriels que nous pouvons désormais repérer, sont en relation, les unes avec le cerveau, les autres avec le ganglion maxillaire (fig. 8A et 9A). Elles ont une position plus latérale que le territoire « pseudotrachées-crochet ». Elles sont également plus antérieures : les ébauches des organes sensoriels maxillaires sont à 37,5 μ de ce territoire, celles des organes sensoriels antennaires à 120 μ [1].

Il ne m'a pas été possible de trouver dans l'embryon un point de repère fixe pour analyser les déplacements des ébauches. En effet, l'embryon tout entier subit des mouvements morphogénétiques et tous ses territoires se déplacent. Il est impossible d'utiliser les distances des diverses ébauches au pôle antérieur de l'œuf, car les enveloppes (chorion et membrane vitelline) sont décollées de la paroi du germe par les manipulations histologiques. Faute de mieux, j'ai mesuré, à chaque stade, les distances entre les diverses ébauches et l'ouverture buccale. Bien que cette dernière ne corresponde pas à une région fixe de l'embryon, ces mesures permettront de voir comment les différentes ébauches se déplacent les unes par rapport aux autres.

Au stade 12, l'extrémité caudale de la bandelette embryonnaire a atteint le pôle postérieur de l'œuf, mais le tassement du gnathos continue. Le segment maxillaire se rapproche de l'ouverture buccale, ses diverses régions se déplaçant tout d'abord avec la même vitesse. L'écart entre l'organe sensoriel maxillaire et le territoire « pseudotrachées-crochet » reste constant. Puis, 15 minutes plus tard, l'ébauche de l'organe sensoriel maxillaire devient immobile par rapport à l'ouverture buccale (elle est à 82,5 μ de celle-ci). En revanche, le territoire « pseudotrachées-crochet » continue à avancer, mais moins rapidement, jusqu'au stade 13. Il se trouve alors à 97,5 μ de l'ouverture buccale et à 15 μ seulement

1. J'ai compté les coupes (de 7,5 μ d'épaisseur) qui séparent le bord antérieur du territoire « pseudotrachées-crochet » de celui des différentes ébauches sensorielles.

de l'ébauche sensorielle maxillaire. En même temps, ce territoire change de configuration ; d'abord assez large, il s'étire en une bande étroite de 82,5 μ de long (fig. 15). La distance entre son bord antérieur et l'ouverture buccale restera la même entre les stades 13 et 15.

Bien que les ébauches des mâchoires soient encore nettes sur les embryons vivants, elles ont perdu leur caractère appendiculaire au stade 13 et apparaissent sur les coupes comme des régions simplement plus épaisses de la paroi ectodermique. Le territoire « pseudotrachées-crochet » n'est plus alors sur le bord latéral de l'ébauche maxillaire, mais il s'est rapproché du plan sagittal de l'embryon (fig. 15). Il a été repoussé vraisemblablement par les cellules qui formaient auparavant la paroi dorsale de l'appendice et qui sont maintenant dans le même plan que la paroi du corps.

Entre les stades 12 et 14, les ébauches des organes sensoriels antennaires se rapprochent de 15 μ environ de l'ouverture buccale. Ce mouvement est peut-être le résultat d'une légère remontée des lobes procéphaliques, remontée que nous avions soupçonnée lors de l'examen in vivo (p. 24).

Le début de « l'involution de la tête » coïncide avec un changement brusque dans la vitesse du déplacement du territoire « pseudotrachées-crochet ». Après un arrêt de 20 minutes, ce territoire avance de nouveau par rapport à l'ouverture buccale, mais plus vite que lors du simple tassement du gnathos. Il forme alors une crête qui fait saillie vers l'intérieur de l'embryon. Un peu avant le stade 16, son bord antérieur arrive à la hauteur de l'ouverture buccale, puis la dépasse.

Les organes sensoriels maxillaires, immobilisés 25 minutes après le début du stade 12, se déplacent à nouveau par rapport à l'ouverture buccale, mais seulement à partir du milieu du stade 16. Ils dépassent, eux-aussi, la bouche.

Les ébauches sensorielles antennaires effectuent des mouvements plus complexes : elles s'éloignent brusquement de l'ouverture buccale, puis s'arrêtent. Lorsqu'elles se trouvent à la hauteur des organes sensoriels maxillaires, elles les suivent vers l'avant, exécutant exactement le même mouvement que ces formations maxillaires.

Lorsque les lobes antérieurs s'individualisent au stade 17, leur région la plus antérieure est d'origine mandibulaire. Il ne m'a pas été possible de suivre cette région dans ses déplacements, car je n'ai pu y déceler aucune différenciation particulière. D'après les observations sur l'en-

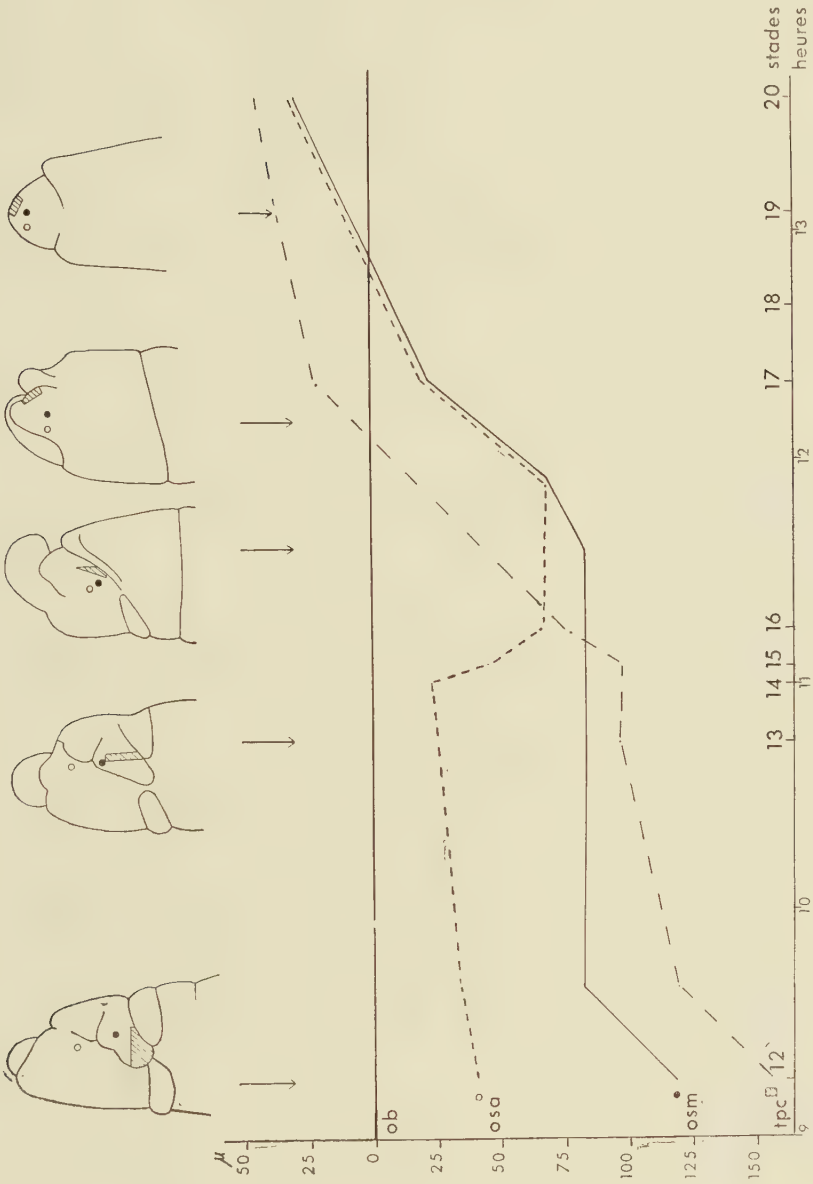


FIG. 15. — Migrations des ébauches au cours de la céphalogenèse : mouvements du territoire « pseudotrachée-crochet » (*tpc*), des organes sensoriels maxillaire (*osm*) et antennaire (*osa*) par rapport à l'ouverture buccale (*ob*) entre les stades 12 et 20. — Abscisses : âges des embryons. — Ordonnées : distances entre l'ouverture buccale et le bord antérieur des différentes ébauches.
L'emplacement des différentes ébauches est indiqué sur les dessins.

semble des mouvements qui accompagnent « l'involution de la tête » (p. 78), il se pourrait que le territoire mandibulaire s'invagine et forme une partie de la paroi interne du lobe antérieur.

Au stade 20, les deux territoires « pseudotrachées-crochet » occupent l'extrémité antérieure des lobes. Les ébauches sensorielles sont dans le même plan frontal qu'eux, mais un peu plus en arrière. Les deux lobes se sont rapprochés l'un de l'autre et commencent à fusionner. La mise en place des ébauches n'est pas encore achevée : les territoires « pseudotrachées-crochet » émigrent en position ventrale et se placent de chaque côté de l'ouverture buccale. Les organes sensoriels prennent alors leur place définitive, tout à fait en avant de l'embryon.

Interprétation des mouvements des différentes ébauches.

Si l'on traduit par des courbes, les déplacements des ébauches étudiées entre les stades 12 et 20, les différences sont frappantes (fig. 15). Le territoire « pseudotrachées-crochet » n'est relié à aucune formation interne susceptible d'entraver sa migration. La courbe de son déplacement reflète assez exactement les mouvements des régions latérales du gnathos. Elle révèle deux phases : la première correspond au tassement du gnathos tel qu'on l'observe chez les Insectes d'une manière générale. La deuxième phase débute avec l'apparition du repli dorsal ; elle serait particulière aux embryons de Cyclorrhaphes.

Pour comprendre la courbe du déplacement des organes sensoriels maxillaires, il faut tenir compte du lien étroit qui existe entre les organes sensoriels et la chaîne nerveuse ventrale (fig. 9A). Au stade 12, les ébauches ganglionnaires sont déjà détachées de la paroi ectodermique, mais le cordon médian ne l'est pas encore. La chaîne nerveuse reste donc reliée sur toute sa longueur à la paroi de l'embryon. Elle a le même tassement que l'ectoderme. Le déplacement des organes sensoriels maxillaires ne présente pas de différence avec celui du territoire « pseudotrachées-crochet ».

Mais 20 minutes plus tard, les cellules du cordon médian n'adhèrent plus à la paroi. Leur forme donne l'impression qu'une traction s'est exercée sur elles et qu'elles se sont rompues dans leur portion externe qui est la plus mince. Ainsi, la chaîne nerveuse n'est plus en liaison étroite avec la paroi du corps, sauf au niveau des organes sensoriels auxquels elle reste reliée très solidement. Sa longueur ne varie pas pen-

dant 1 à 2 heures (Bordes 1957, p. 25), tandis que le tassement du gnathos continue. Comme à ce moment, les organes sensoriels maxillaires sont rattachés très fermement au système nerveux, ils ne peuvent bouger. Ils gardent la même position par rapport à l'ouverture buccale. Plus tard, la poussée des fibres nerveuses rend les mouvements des organes sensoriels plus indépendants du système nerveux. Les organes sensoriels maxillaires suivent alors le mouvement général du gnathos. L'examen des préparations histologiques montre la coïncidence entre la poussée des fibres nerveuses et la reprise du mouvement des organes sensoriels vers l'avant.

La même explication vaut pour la migration des organes sensoriels antennaires. Tant que les fibres nerveuses ne sont pas formées, le déplacement des organes sensoriels antennaires qui adhèrent étroitement au système nerveux central est lié aux mouvements du cerveau. Le recul du deutocerebron par rapport à l'ouverture buccale entraîne celui des ébauches sensorielles. Ces dernières se trouvent ainsi amenées au voisinage des organes sensoriels maxillaires ; elles s'intègrent au territoire gnathal. Lorsque la croissance des nerfs a commencé, elles peuvent suivre le mouvement des lobes antérieurs dont elles font désormais partie. Cela les amène, comme les organes sensoriels du segment maxillaire, à l'extrémité antérieure de la larve.

D. — Conclusion.

Par des ablations électives, l'origine gnathale des lobes antérieurs a pu être démontrée. Nous pouvons donc considérer que les mouvements que nous venons de décrire aboutissent simplement à la formation d'une cavité préorale d'un type particulier. J'ai pu démontrer expérimentalement qu'il est erroné d'attribuer aux crochets buccaux une origine mandibulaire. Les crochets buccaux de même que les pseudotrachées proviennent de l'ébauche de la mâchoire. L'origine des organes sensoriels « maxillaires » a été vérifiée. Les organes sensoriels antennaires sont amenés à s'intégrer secondairement au territoire maxillaire par toute une série de mouvements.

Chapitre III.

CIBARIUM, STOMODEUM ET SES DÉRIVÉS

Depuis les travaux de Heymons (1895), le développement embryonnaire du système nerveux stomatogastrique est bien connu chez les Orthoptères et les Dermaptères. Il a été décrit ensuite, d'une façon plus ou moins détaillée, pour les divers ordres d'Insectes. Chez les Diptères Cyclorrhaphes son étude a été seulement abordée, par Poulson dans son travail sur la glande en anneau de *Drosophila* (1945) et par Ludwig chez *Calliphora* (1949). Ces deux auteurs n'ayant donné que quelques schémas esquissant l'évolution du système nerveux stomatogastrique, il m'a semblé utile de compléter l'étude du développement du stomodeum et de ses dérivés.

Chez la larve, le stomodeum ne débouche pas directement dans la cavité préorale, mais dans un « pharynx ». Les parois de ce pharynx sont renforcées par une partie du squelette céphalo-pharyngien qui permet l'insertion de muscles très puissants. Des crêtes pharyngiennes au nombre de 7 ou 8 sillonnent la paroi ventrale du pharynx, délimitant des gouttières presque fermées. Les faits anatomiques permettent d'interpréter ce pharynx comme un *cibarium*, c'est-à-dire, comme une cavité délimitée par l'hypopharynx et la surface ventrale du clypeus [1] (Snodgrass, 1953). Il serait intéressant de voir dans quelle mesure les faits embryologiques confirment cette interprétation.

A. — Stomodeum et système nerveux stomatogastrique.

Environ 1 h. 1/2 après la gastrulation, l'invagination stomodéale se dessine en position sub-polaire, dans l'ectoderme qui recouvre les cellules de l'ébauche endodermique antérieure. Au fur et à mesure que l'invagination s'accroît, elle repousse ces cellules vers l'arrière.

1. Selon Snodgrass, une aire frontale participerait également à la formation de ce pharynx. Je n'en discuterai pas ici, car il est impossible de délimiter le clypeus du front chez l'embryon de *Calliphora*.

Au stade bandelette embryonnaire segmentée (stade 9), une partie de l'ébauche stomodéale est déjà invaginée et forme un tube à parois épaisses, surtout dorsalement. Ce tube se termine en cul de sac ; à son extrémité aveugle est appendue l'ébauche endodermique antérieure à

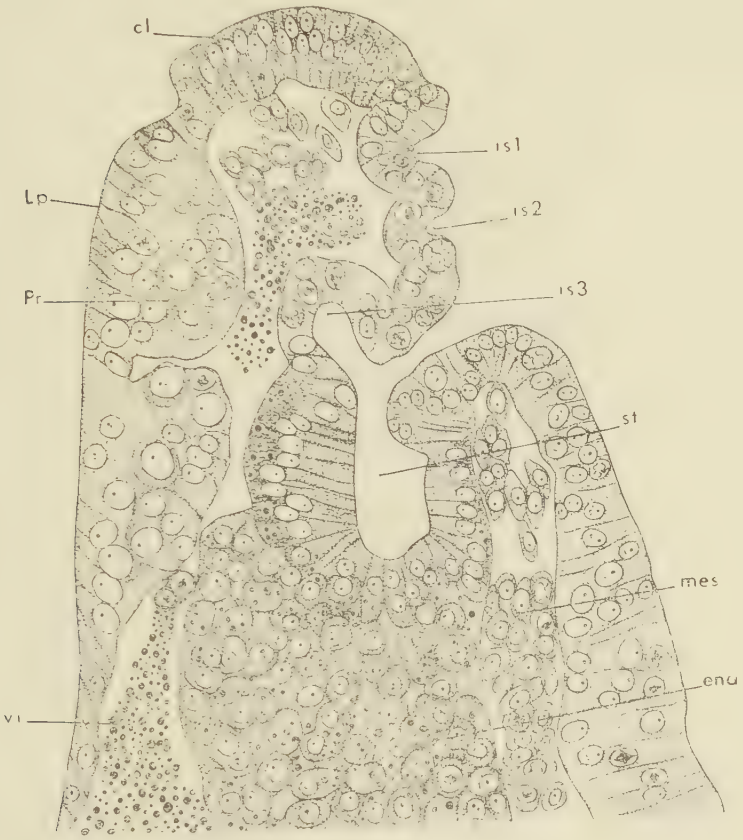


FIG. 16. — Coupe presque sagittale d'un embryon au stade 9 (G × 320).
cl, ébauche clypéo-labrale ; *ena*, ébauche endodermique antérieure ; *is 1*, première invagination stomodéale (ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique) ; *is 2*, deuxième invagination stomodéale (ébauche du jabot) ; *is 3*, troisième invagination stomodéale (ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique) ; *Lp*, lobe procéphalique ; *mes*, mésoderme ; *Pr*, protocerebron ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

cellules nombreuses et serrées (fig. 16). La limite entre les ébauches stomodéale et endodermique est difficile à établir. Les cellules de la paroi stomodéale diffèrent des autres cellules ectodermiques par la présence, dans leur cytoplasme, de nombreux grains de vitellus groupés au pôle interne. Ces grains disparaîtront rapidement. L'invagination stomodéale s'accroît, au moins en partie, par multiplication de ses cellules. Cette

activité mitotique n'est pas l'apanage du stomodeum : les mitoses sont nombreuses dans tous les tissus de l'embryon.

Au stade 9, tout le matériel stomodéal n'est pas encore invaginé. C'eci peut être déduit de la disposition des trois invaginations impaires représentant les ébauches du jabot et du système nerveux stomatogastrique (fig. 16). Les deux invaginations les plus antérieures apparaissent sur la paroi ventrale du lobe dorsal qui surplombe l'invagi-

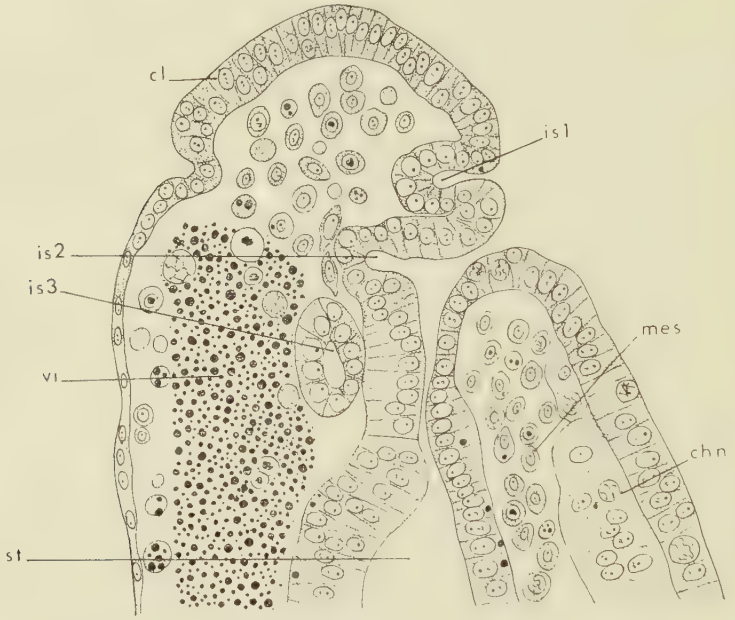


FIG. 17. — Coupe sagittale d'un embryon au stade 10 (G × 320).
chn, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, ébauche clypéo-labrale ; *is 1*, première invagination stomodéale (ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique) ; *is 2*, deuxième invagination stomodéale (ébauche du jabot) ; *is 3*, troisième invagination stomodéale (ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique) ; *mes*, mésoderme ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

nation stomodéale (p. 14). Seule, la troisième est à l'intérieur du tube stomodéal.

L'invagination la plus proche du pôle antérieur, relativement grande, correspond en partie à l'ébauche du ganglion frontal. Elle nous indique donc la limite entre le territoire stomodéal et l'ébauche clypéo-labrale. La deuxième, plus petite, est placée juste en arrière de la première. La suite du développement nous montrera qu'elle représente l'ébauche précoce du jabot. La troisième invagination, située à l'intérieur du tube stomodéal, est nettement plus grande que les deux autres. Le ganglion

hypocérébral, les corpora cardiaca et le ganglion ventriculaire en dériveront.

Les cellules des trois invaginations n'ont pas encore de caractères vraiment particuliers. Elles ne diffèrent des cellules stomodéales que par l'absence de grains de vitellus dans leur cytoplasme (fig. 16).

L'invagination la plus postérieure s'individualise la première, au stade 10. Elle se détache de la paroi stomodéale et forme une vésicule

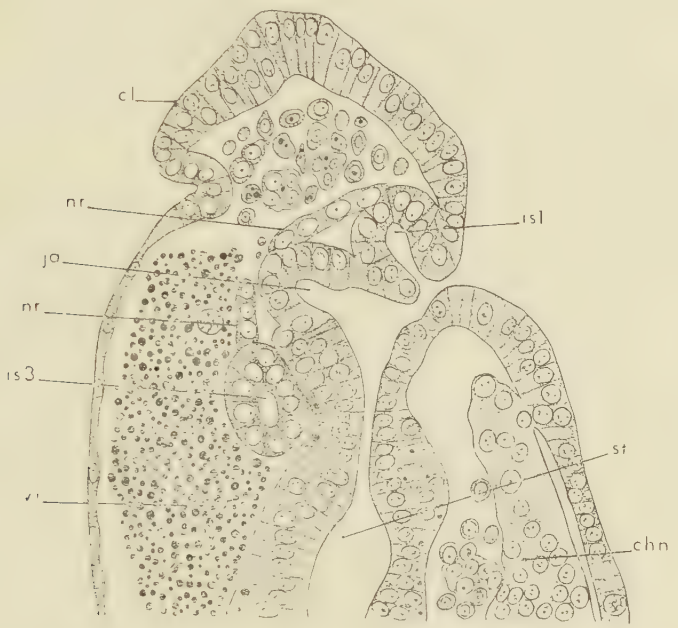


FIG. 18. — Coupe sagittale d'un embryon au début du stade 11 (G × 320).

chn, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, ébauche clypéo-labrale ; *is 1*, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique (première invagination stomodéale) ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique (troisième invagination stomodéale) ; *ja*, ébauche du jabot ; *nr*, ébauche du nerf récurrent ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

sphérique de grande taille, à cellules disposées très régulièrement autour de la cavité centrale (fig. 17). Les cellules de toutes les ébauches du système nerveux stomatogastrique sont maintenant légèrement plus grandes que celles de l'épiderme et leurs noyaux sont peu colorables. Elles ne prennent jamais l'aspect de neuroblastes.

La deuxième invagination correspond, nous l'avons dit, à l'ébauche du jabot. Ses cellules restent, pour la plupart, semblables à celles de la paroi stomodéale. Seules 3 à 4 d'entre elles acquièrent des caractères de cellules stomatogastriques.

En même temps, l'invagination du matériel stomodéal continue. L'ébauche du jabot (deuxième invagination), puis celle du ganglion frontal (première invagination), disparaissent de la surface du germe.

L'ébauche du nerf récurrent apparaît dès le stade 11. Une traînée de quelques cellules part de la première invagination avant que celle-ci se soit détachée de la paroi stomodéale. Cette bande de cellules se dirige

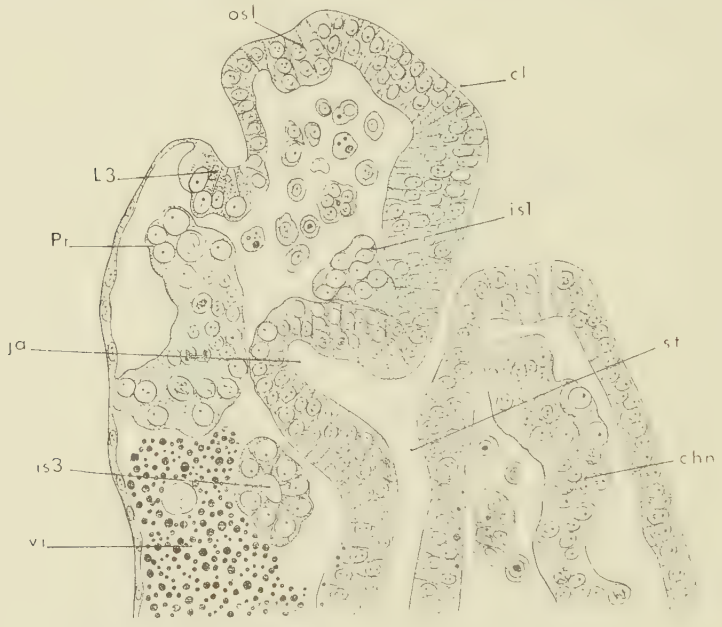


FIG. 19. — Coupe presque sagittale d'un embryon à la fin du stade 11 (G × 320).
chn, chaine nerveuse ventrale ; *cl*, ébauche clypéo-labrale ; *is 1*, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique (première invagination stomodéale) ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique (troisième invagination stomodéale) ; *ja*, ébauche du jabot ; *L 3*, emplacement du lobe 3 du protocerebron ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *Pr*, protocerebron ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

vers l'ébauche postérieure du stomatogastrique, qui semble, elle aussi, participer à la formation du nerf (fig. 18).

Peu après le stade 12, l'ébauche antérieure du stomatogastrique se sépare presque complètement de la paroi du stomodeum, à laquelle elle n'adhère plus que par quelques cellules. Elle se referme en une vésicule sphérique, semblable à l'ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique, mais plus petite. Un groupe de cellules se détache de cette vésicule, vers l'avant. Ceci semble correspondre à la ségrégation du ganglion frontal. L'ébauche du nerf récurrent apparaît comme un cordon épais qui part de ce groupe de cellules, longe la vésicule antérieure

puis le jabot et aboutit à l'ébauche postérieure du stomatogastrique (fig. 20).

Au stade 15, les ébauches du système nerveux stomatogastrique sont plus distinctes (fig. 21). Le ganglion frontal nettement délimité,

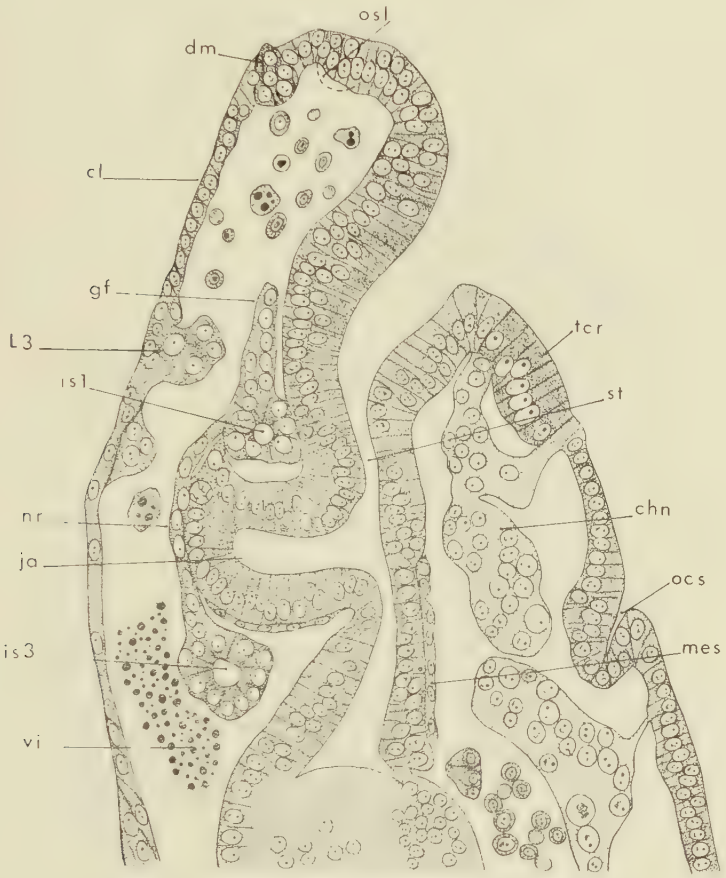


FIG. 20. — Coupe sagittale d'un embryon au stade 13 (G × 320).

chn, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, ébauche du clypéo-labre ; *dm*, dent médiane ; *gf*, ganglion frontal ; *is 1*, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *ja*, ébauche du jabot ; *L 3*, emplacement du lobe 3 du protocerebron ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *nr*, ébauche du nerf récurrent ; *ocs*, ouverture du canal salivaire ; *osl*, organe sensoriel du labre (son emplacement visible seulement sur des coupes parasagittales, est indiqué par un trait interrompu) ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

est rattaché au cerveau de chaque côté de l'embryon. L'ébauche du nerf récurrent s'est bien allongée ; elle forme une bande de cellules particulièrement large en avant de la première vésicule. Il semble qu'il n'y ait pas encore de fibres nerveuses. La vésicule formée par la première inva-

gination est devenue plus petite et commence à perdre sa structure. Il semble qu'une partie de ses cellules ait participé à l'allongement rapide de la partie antérieure du nerf récurrent. Le restant de cette vésicule est

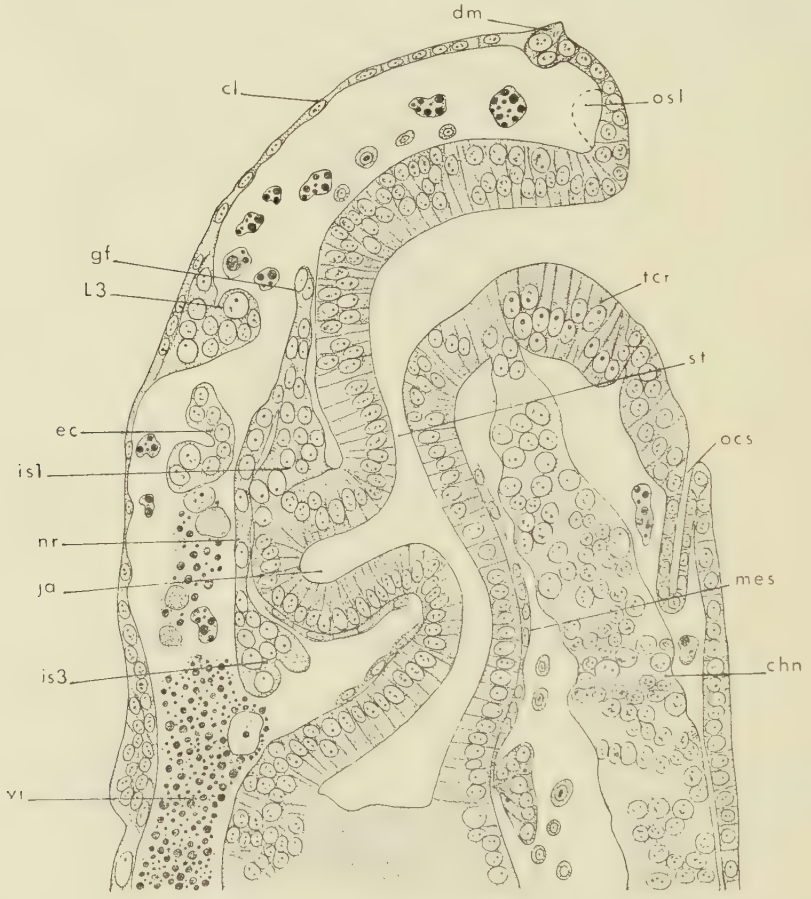


FIG. 21. — Coupe sagittale d'un embryon au stade 15 (G × 320).

chn, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, clypéo-labre ; *dm*, dent médiane ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gf*, ganglion frontal ; *is* 1, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *ja*, ébauche du jabot ; *L 3*, emplacement du lobe 3 du protocerebron ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *nr*, ébauche du nerf récurrent ; *ocs*, ouverture du canal salivaire ; *osl*, organe sensoriel du labre (son emplacement visible seulement sur des coupes parasagittales, est indiqué par un trait interrompu) ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

en relation avec les quelques cellules nerveuses de la paroi du jabot (voir p. 49). A partir de cet ensemble se développeront le ganglion œsophagien (décrit par LUDWIG, 1949) et un nerf qui desservira la paroi stomodéale jusqu'au jabot. LUDWIG mentionne cette origine commune

des ganglions frontal et œsophagien à partir d'une même invagination. L'ébauche postérieure a maintenant la forme d'un fer à cheval ; elle est encore indivise et rien ne permet de distinguer ses futurs dérivés (ganglion hypocérébral, corpora cardiaca et ganglion proventriculaire).

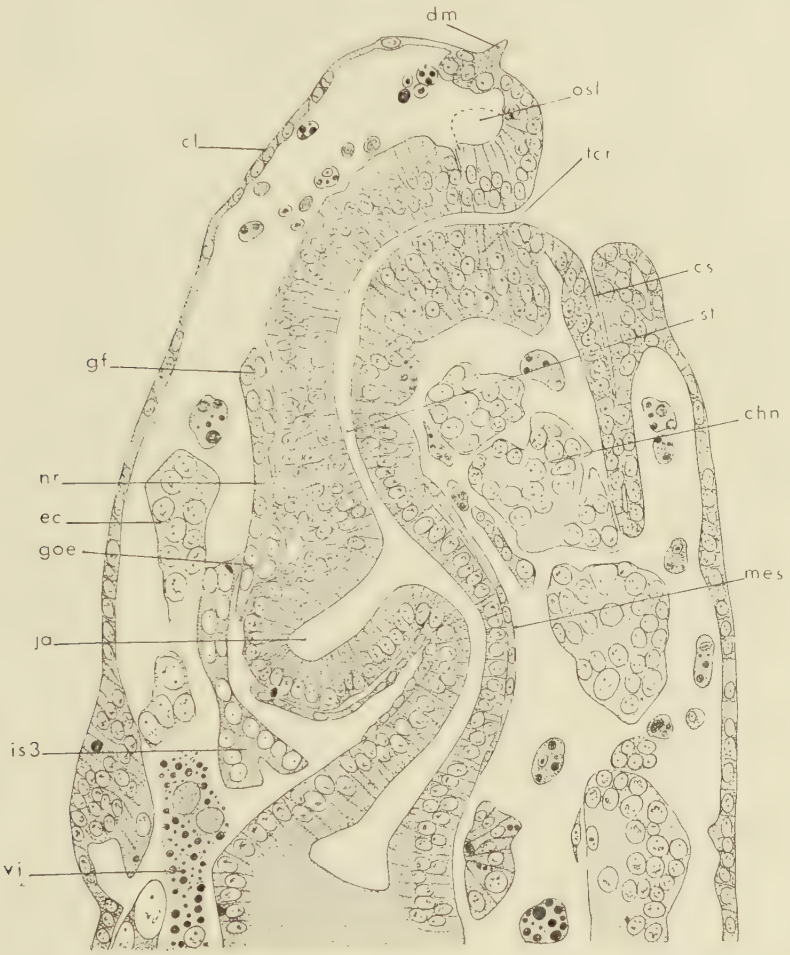


FIG. 22. — Coupe sagittale d'un embryon au stade 16 (G × 320).
chn, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, clypéo-labre ; *cs*, canal salivaire ; *dm*, dent médiane ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gf*, ganglion frontal ; *goe*, ganglion œsophagien ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *ja*, jabot ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *nr*, ébauche du nerf récurrent ; *osl*, organe sensoriel du labre (son emplacement visible seulement sur des coupes parasagittales, est indiqué par un trait interrompu) ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

Au stade suivant (fig. 22), quelques changements sont à signaler : le jabot qui avait tout d'abord une direction dorso-ventrale se rabat vers l'arrière et devient plus ou moins parallèle au stomodeum. L'ébauche

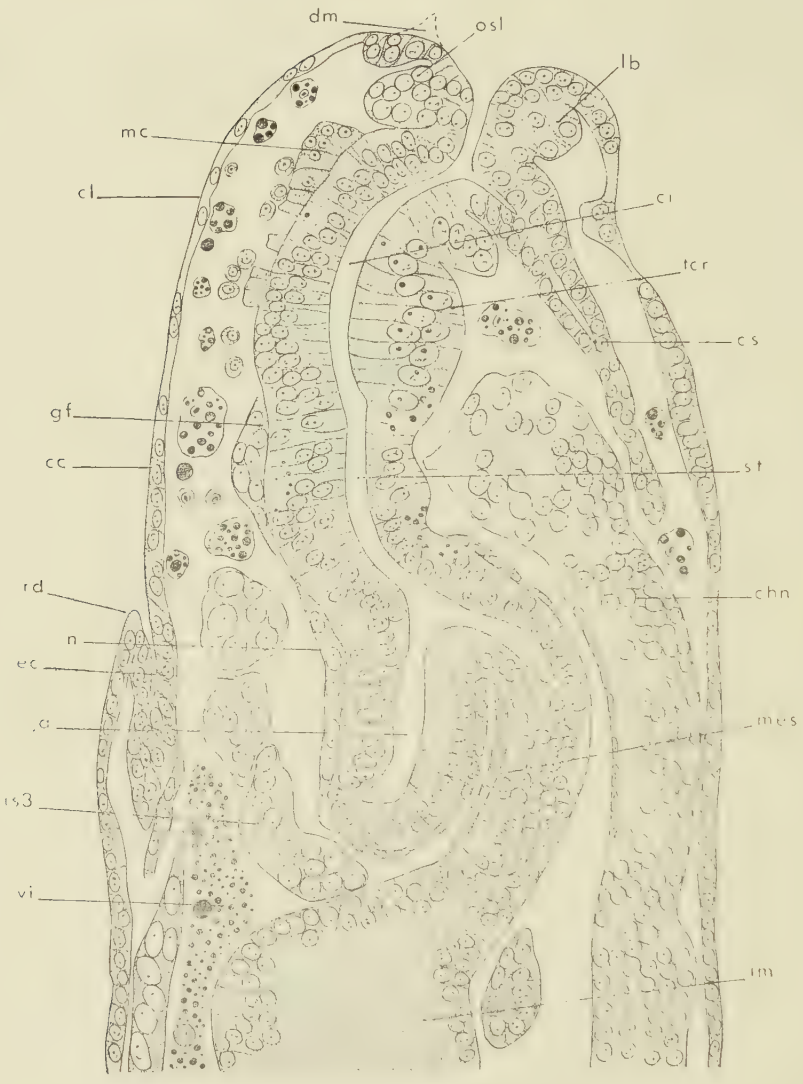


FIG. 23. — Coupe presque sagittale d'un embryon au stade 17 (G × 320).

cc, capsule céphalique ; *chn*, chaine nerveuse ventrale ; *ci*, cibarium ; *cl*, clypéo-labre ; *cs*, canal salivaire ; *dm*, dent médiane (son emplacement qui n'était pas visible dans la coupe dessinée, a été indiqué par un trait interrompu) ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gf*, ganglion frontal ; *im*, intestin moyen ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *ja*, jabot ; *lb*, territoire labial ; *mc*, muscles cibariaux ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *n*, ébauche du nerf innervant le jabot ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *rd*, repli dorsal ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

du nerf qui part du ganglion œsophagien longe la paroi dorsale du jabot.

Au stade 17, un étranglement se dessine dans l'ébauche postérieure

du système stomatogastrique, qui se trouve ainsi partagé en deux parties inégales (fig. 23). L'une, qui est dorsale et relativement petite, représente les ébauches du ganglion hypocérébral et des corpora cardiaca. L'autre, qui est ventrale et plus volumineuse, correspond à l'ébauche du ganglion proventriculaire, appliquée contre le tube digestif.

Avec la croissance des fibres nerveuses, les différents ganglions du

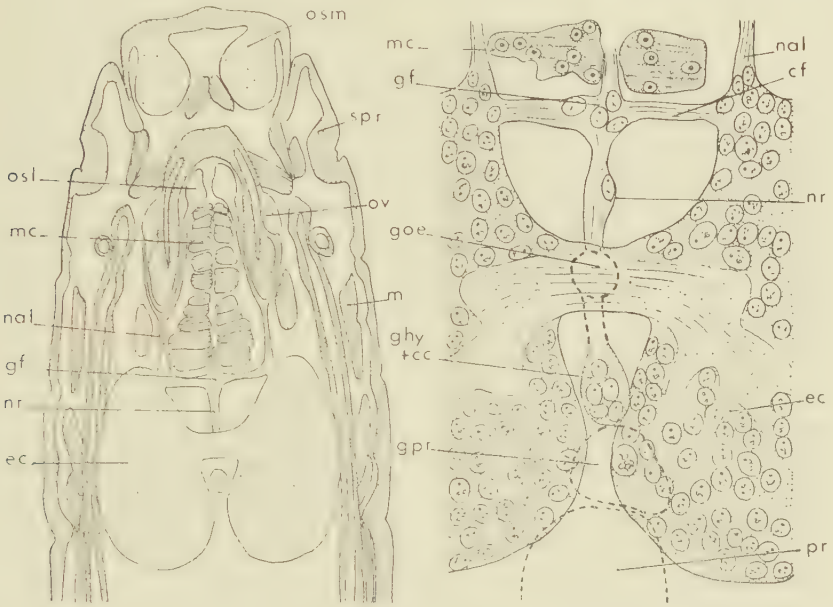


FIG. 24. — Système nerveux stomatogastrique chez un embryon quelques heures avant l'éclosion : Coupe frontale (G × 170) et dessin agrandi de la région intéressante (G × 420).

Les ébauches qui sont situées dans un plan un peu plus ventral sont tracées avec des traits interrompus.

ec, ébauche du cerveau ; *cf*, connectif frontal ; *gf*, ganglion frontal ; *ghy* + *cc*, ganglion hypopharyngien + corpora cardiaca ; *goe*, ganglion œsophagien ; *gpr*, ganglion proventriculaire ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *nal*, nerf antenno-labral ; *nr*, nerf récurrent ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ov*, organe visuel ; *pr*, proventricule ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique.

système stomatogastrique apparaissent mieux individualisés. Le ganglion frontal de forme triangulaire est placé un peu en avant du tritocerebron, auquel le relient deux connectifs frontaux courts (fig. 24). Les racines de ces connectifs sont distinctes, mais très proches de la sortie des nerfs qui desservent les organes sensoriels du labre. Sur le trajet du nerf récurrent, le ganglion œsophagien est placé à peu près à mi-longueur. Il en part le nerf qui se dirige vers le jabot. Un simple étranglement sépare encore du ganglion ventriculaire, l'ensemble ganglion hypocérébral

+ corpora cardiaca. Le nerf qui les reliera n'apparaîtra que très tardivement.

Pendant les dernières heures du développement, le cerveau recule davantage dans le thorax. En même temps, les nerfs frontaux s'allongent et leurs racines fusionnent avec celles des nerfs labraux. Même à l'éclosion, il est souvent impossible de distinguer les corpora cardiaca du ganglion hypocérébral.

B. — Cibarium.

Pendant que le système nerveux stomatogastrique se différencie, l'ébauche du cibarium apparaît en avant du stomodeum. Je décrirai d'abord les mouvements qui amènent la paroi épipharyngienne du clypéo-labre à sa place définitive. J'essaierai ensuite de préciser comment le plancher cibarial se développe et dans quelle mesure il peut être interprété comme un hypopharynx.

1. — Clypéo-labre.

Sur les préparations histologiques, l'emplacement de la première invagination du système stomatogastrique permet de délimiter ventralement l'ébauche du clypéo-labre. D'autre part, un sillon semi-circulaire sépare nettement cette ébauche des lobes procéphaliques. Au stade 9, l'ébauche clypéo-labrale apparaît comme une sorte de calotte coiffant le pôle antérieur du germe. Elle est très épaisse ; les cellules y sont hautes et serrées, avec leurs noyaux disposés en plusieurs assises (fig. 16).

L'ébauche clypéo-labrale occupe rapidement une surface de plus en plus grande au pôle antérieur du germe (fig. 17 et 18). Cette croissance est plutôt due à un étalement des cellules qu'à une activité mitotique importante. Les cellules s'élargissent progressivement tandis que leur hauteur diminue.

L'ébauche clypéo-labrale s'allonge ensuite de façon considérable, en avant de la capsule céphalique. Cet allongement se fait uniquement par étirement de la paroi, car on n'observe plus de mitoses à ce stade. En même temps, une partie importante de l'ébauche bascule vers l'ouverture buccale. Les images histologiques donnent l'impression d'une migration cellulaire active. En effet, l'ébauche clypéo-labrale devient très épaisse ventralement, tandis que la paroi restée dorsale s'amincit

très vite. Elle devient extrêmement mince et les noyaux y apparaîtront allongés dans le sens de l'étirement (fig. 19-21).

La migration du matériel clypéo-labral vers le côté ventral est soulignée par le déplacement de ses diverses formations. Au stade 11, les ébauches d'organes sensoriels pairs apparaissent comme deux épaississements de la paroi (voir p. 71). Elles sont alors nettement dorsales, mais elles deviendront apicales au stade 12. Au stade 13, il est possible de distinguer le groupe des cellules qui sécréteront la dent médiane. Le déplacement de ces cellules nous montre que la migration de la paroi clypéo-labrale vers le côté ventral ne s'achève que tardivement (fig. 19-22).

Les ébauches des muscles cibariaux s'insèrent sur la paroi épipharyngienne à partir du stade 13. Elles sont encore courtes et n'ont pas encore acquis leur deuxième insertion sur la paroi dorsale du clypeus.

2. — Formation du plancher cibarial.

Pendant l'allongement du clypéo-labre et la mise en place de la paroi épipharyngienne, les lobes hypopharyngiens et une partie de la région sternale du gnathos disparaissent de la surface du germe (fig. 4 : 15V, 16V). Il devient alors impossible de les suivre par l'observation d'embryons in vivo et une étude histologique précise est nécessaire. Les ébauches ou territoires présomptifs qui peuvent être facilement repérés sont d'une part les invaginations des bras antérieurs du tentorium, d'autre part un groupe de cellules qui sécréteront les crêtes pharyngiennes. Leurs déplacements nous permettront d'apprécier les mouvements des lobes hypopharyngiens et de la région sternale du gnathos. Nous pourrons ainsi savoir quel rôle ces derniers jouent dans la formation du plancher cibarial.

Les ébauches des bras antérieurs du tentorium apparaissent au stade 12 (fig. 25 A′) ; ce sont deux invaginations à parois très minces, situées à la limite des lobes hypopharyngiens et des lobes procéphaliques, un peu en arrière de l'ouverture buccale [1].

Les cellules qui sécréteront les crêtes pharyngiennes acquièrent au stade 12 les mêmes caractères que celles du territoire « pseudotrachées-

1. Voir p. 18 la note infrapaginale relative à l'ouverture buccale.
Je décrirai ici seulement les mouvements des orifices des invaginations des bras antérieurs du tentorium. L'évolution des bras antérieurs sera étudiée plus loin (p. 88).

crochet » (fig. 25B′). Elles sont un peu plus grandes que les autres cellules ectodermiques, avec un cytoplasme très basophile et un noyau doté d'un nucléole volumineux. Cet aspect est très net pour les cellules localisées

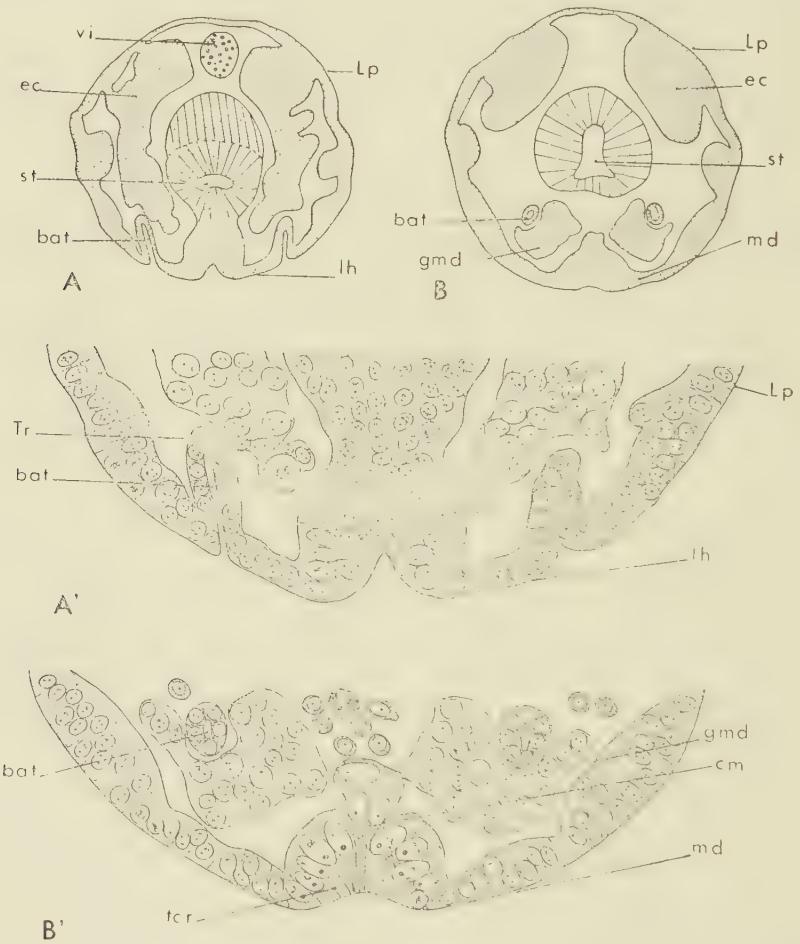


Fig. 25. — Territoire des crêtes pharyngiennes et ébauches des bras antérieurs du tentorium chez un embryon au stade 12.

A et B : Schémas de deux coupes transversales distantes de 21,5 μ (G × 170). — A′ et B′ : dessins agrandis de la région ventrale. Pour B et B′, on a utilisé deux coupes successives (G × 420).

bat, bras antérieur du tentorium ; *cm*, cordon médian ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gmd*, ganglion mandibulaire ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *Lp*, lobe procéphalique ; *md*, segment mandibulaire ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *Tr*, tritocerebron ; *vi*, vitellus.

dans une bande médio-ventrale très étroite, située 30 μ en arrière de l'ouverture buccale et s'étendant longitudinalement sur 22 à 30 μ. Ce marquage naturel nous permettra de bien repérer ces cellules. Au delà, quelques cellules médio-ventrales présentent les mêmes caractères mais

un peu atténués. Cela m'a paru correspondre à une étape de leur différenciation, car une demi-heure plus tard, cet aspect intermédiaire entre celui des cellules ectodermiques banales et celui du territoire des crêtes pharyngiennes a disparu.

L'échancrure qui sépare les deux lobes hypopharyngiens s'accentue progressivement. Les cellules les plus antérieures du territoire des crêtes pharyngiennes l'atteignent une demi-heure après le stade 12. Cela m'a

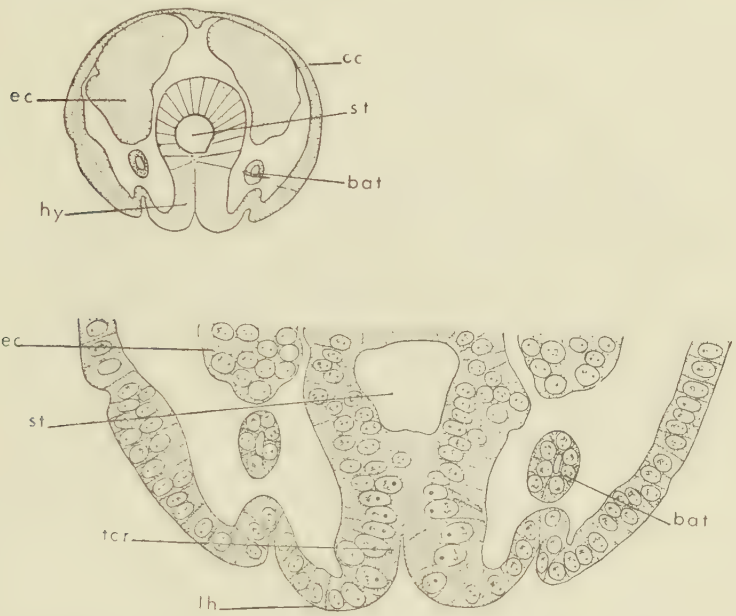


FIG. 26. — Emplacement du territoire des crêtes pharyngiennes chez un embryon au stade 13.

Schéma d'une coupe transversale (G × 170). On a dessiné à un plus fort grossissement (G × 420) la région ventrale.

bat, bras antérieur du tentorium ; *cc*, capsule céphalique ; *ec*, ébauche du cerveau ; *hy*, région hypopharyngienne ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes.

semblé être simplement le résultat de remaniements morphogénétiques, mais la possibilité d'une transformation rapide des cellules qui se trouvaient juste en arrière de cette échancrure ne peut être exclue. Il ne m'a pas été possible de compter avec assez de précision les cellules du territoire des crêtes pharyngiennes pour savoir si leur nombre augmentait ou non.

Vers la fin du stade 12, les lobes hypopharyngiens commencent à pénétrer à l'intérieur de la cavité buccale et l'échancrure qui les séparait devient une fente profonde. Au stade 13, le territoire des crêtes

pharyngiennes atteint la base des deux lobes hypopharyngiens et commence lui aussi à pénétrer dans la cavité buccale, à la hauteur de cette fente. Il s'intercale alors médio-ventralement dans la paroi même des lobes hypopharyngiens, mais il reste toujours bien reconnaissable grâce aux caractères particuliers de ses cellules (fig. 26).

Les lobes hypopharyngiens et le territoire des crêtes pharyngiennes forment désormais un ensemble cellulaire très compact : c'est l'ébauche du plancher cibarial. Cette dernière apparaît en retrait par rapport aux

FIG. 27. — Coupe transversale d'un embryon au stade 15 (G × 420).
bat, bras antérieur du tentorium ; *hy*, territoire hypopharyngien ; *Lp*, lobe procéphalique ; *mc*, muscles cibariaux ; *td*, tube digestif (la coupe passe à la limite entre le stomodeum et le cibarium qui commence à se former) ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

deux lobes antérieurs qui commencent à se former. L'ébauche du plancher cibarial (dont une partie borde encore l'ouverture buccale) bascule vers l'intérieur. Elle disparaît, mais reste juste à l'entrée de l'ouverture buccale, perpendiculaire à la surface du germe. Les cellules qui sécréteront les crêtes pharyngiennes sont toujours groupées en une étroite bande située dans le plan sagittal de l'embryon (fig. 22). Le territoire où se sont invaginés les bras antérieurs du tentorium a pénétré lui aussi, mais latéralement, à l'intérieur de la cavité buccale (fig. 27). Le stomodeum semble offrir une certaine résistance à cette invagination du plancher cibarial, car le bord postérieur du matériel invaginé est en porte à faux sur la paroi stomodéale qu'il tend à recouvrir.

Un peu après le stade 16, le mouvement de bascule s'achève par une rotation de 90° qui amène le plancher cibarial dans le même plan que la paroi ventrale du stomodeum (fig. 23). Le labium suit le mouvement et commence à pénétrer à l'intérieur, si bien que le canal salivaire débouche désormais dans la cavité qui se développe en avant du stomodeum. D'après les images histologiques, le labium semble exercer une poussée

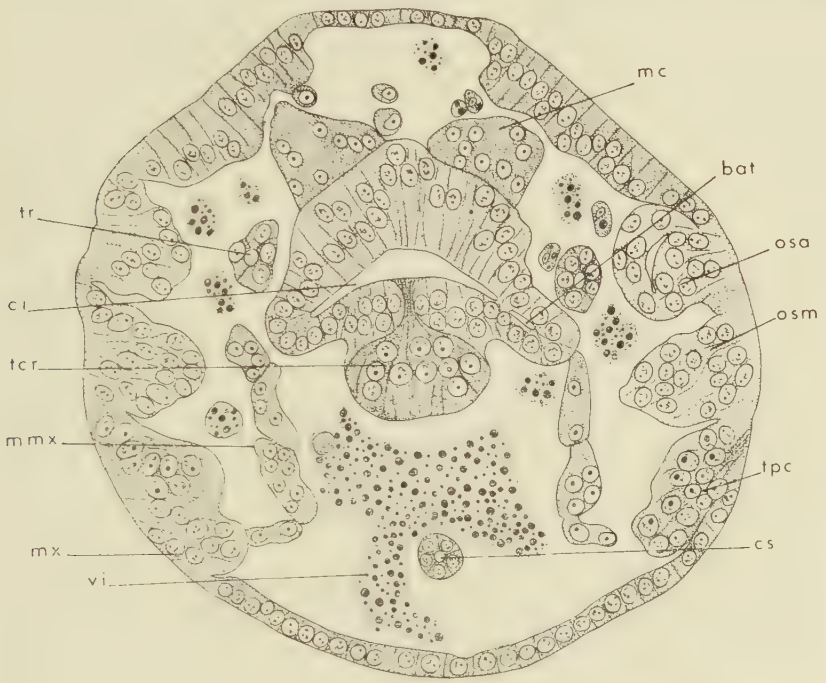


FIG. 28. — Coupe transversale d'un embryon fixé entre les stades 16 et 17 (G × 420).
bat, bras antérieur du tentorium ; *ci*, cibarium ; *cs*, canal salivaire ; *mc*, muscles cibariaux ; *m mx*, muscle maxillaire ; *mx*, territoire maxillaire ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée ; *vi*, vitellus.

sur les tissus, déjà invaginés, qui se plissent entre le débouché du canal salivaire et le territoire des crêtes pharyngiennes.

Le plancher cibarial apparaît ainsi bloqué entre le stomodeum et le labium. Il n'a que 45 à 50 μ de long. Le territoire des crêtes pharyngiennes a l'aspect d'un cordon cylindrique médian qui semble encastré entre les deux lobes hypopharyngiens (fig. 28). Il fait nettement saillie du côté de la cavité générale. Ses cellules très hautes, sont renflées au niveau du noyau, mais très étroites du côté de la cavité cibariale. Les

deux lobes hypopharyngiens constituent les parties latérales du plancher cibarial. Les orifices d'invagination des bras antérieurs du tentorium sont observables à la jonction entre le plancher et le plafond du cibarium (fig. 28). Puisqu'ils étaient très antérieurs chez le jeune embryon, ils doivent marquer maintenant la limite entre le cibarium et le stomodeum.

Entre les stades 17 et 19, le territoire des crêtes pharyngiennes s'intègre davantage à la paroi cibariale. Il fait moins saillie du côté de la cavité générale. Ses cellules ont un cytoplasme très sidérophile, d'aspect souvent un peu fibrillaire.

Jusqu'au stade 19, le plancher cibarial ne change pas de longueur, mais le labium qui s'invagine le rejette de plus en plus loin de l'ouverture buccale.

Aux stades 19 et 20, le plancher cibarial s'allonge considérablement, tandis que l'épaisseur de sa paroi diminue (fig. 29). Le territoire des crêtes pharyngiennes ne fait plus saillie vers l'intérieur. Ses cellules ont toujours un cytoplasme très sidérophile mais d'aspect fréquemment vacuolaire. A leur niveau, le plancher cibarial se creuse, délimitant une gouttière longitudinale. C'est là qu'apparaissent les trois crêtes pharyngiennes les plus médianes, minces et très peu colorables (fig. 30A). Les autres crêtes pharyngiennes seront sécrétées un peu plus tard.

Pendant les 4 heures qui précèdent l'éclosion, les cellules qui ont sécrété les crêtes pharyngiennes s'étalent, occupant une zone plus large du plancher cibarial. La plupart des tissus de l'embryon présentent d'ailleurs un étalement semblable. Les cellules qui ont sécrété les crêtes pharyngiennes se distinguent toujours par leur taille, la sidérophilie de leur cytoplasme, leur noyau doté d'un nucléole volumineux. Les crêtes pharyngiennes sont plus hautes ; leur extrémité distale s'élargit et les crêtes délimitent des gouttières.

Chez la larve à l'éclosion, les crêtes pharyngiennes sont au nombre de 7 à 8 (fig. 30B). Elles ont une longueur de 100 μ environ et sillonnent la paroi cibariale depuis son bord antérieur (15 μ en arrière du débouché du canal salivaire) jusqu'à la hauteur des bras antérieurs du tentorium.

En avant du plancher cibarial proprement dit, le labium forme la paroi ventrale de la cavité préorale jusqu'à l'ouverture buccale définitive (ouverture atriale). Cette paroi sécrète la pièce en forme de H du squelette céphalo-pharyngien. Deux petits organes sensoriels sont situés de part et d'autre du débouché du canal salivaire. Comme leurs ébauches étaient assez latérales sur le segment labial, leur présence sur la paroi de

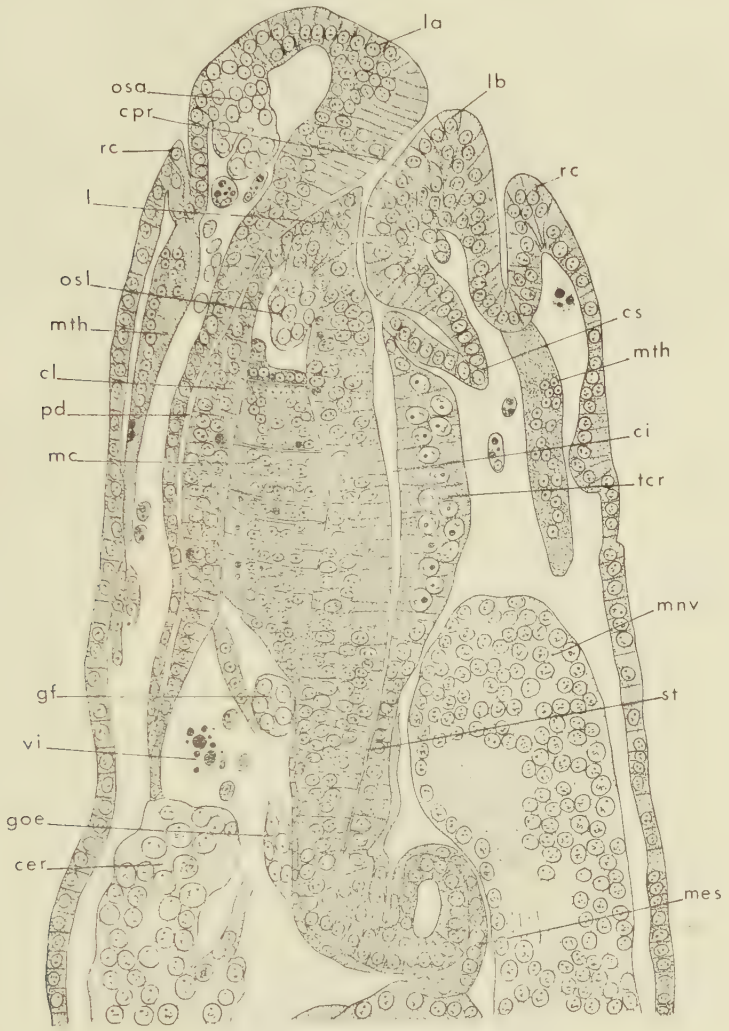


FIG. 29. — Coupe presque sagittale d'un embryon au stade 20 (G × 320).

cer, cerveau ; *ci*, cibarium ; *cl*, région clypéale ; *cpr*, cavité préorale ; *cs*, canal salivaire ; *gf*, ganglion frontal ; *gœ*, ganglion œsophagien ; *l*, labre ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, labium ; *mc*, muscles cibariaux ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *mth*, muscle thoracique ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *pd*, poche dorsale ; *rc*, repli circulaire ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *vi*, vitellus.

la cavité préorale nous confirme que le labium s'était invaginé en grande partie.

Le plancher cibarial apparaît donc formé par l'invagination des lobes hypopharyngiens et du territoire présomptif des crêtes pharyngiennes. Au stade 12, ce dernier est situé à 30 μ de l'ouverture buccale et s'étend

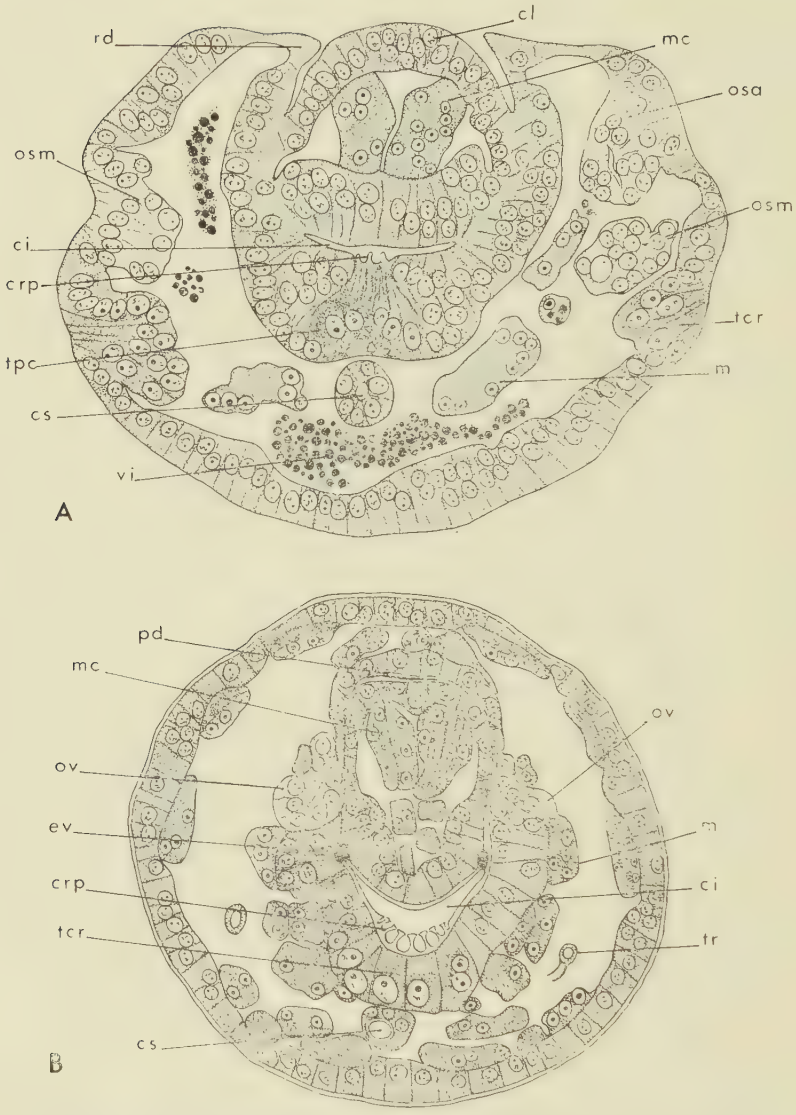


FIG. 30. — Sécrétion des crêtes pharyngiennes. — Coupes transversales d'un embryon au stade 19 (A) et d'une larve à l'éclosion (B). Elles passent par la région antérieure du cibarium (G × 420).

ci, cibarium ; *cl*, clypéo-labre ; *crp*, crête pharyngienne ; *cs*, canal salivaire ; *ev*, épine ventrale ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *rd*, repli dorsal ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée ; *vi*, vitellus.

sur 30 à 50 μ. Il semble donc appartenir à la région sternale du segment mandibulaire. Mais ce territoire est moins facile à délimiter que celui des « pseudotrachées-crochet ». De plus, certaines de ses cellules n'ac-

quièrent leur aspect qu'assez tardivement, alors que le tassement du gnathos a commencé depuis longtemps. Aussi ai-je voulu vérifier si le territoire des crêtes pharyngiennes appartenait strictement au segment mandibulaire ou s'il débordait soit sur les lobes hypopharyngiens, soit sur le segment maxillaire. L'étude des résultats d'ablations variées s'est révélée décevante sur ce point. Etant donné la position du territoire des crêtes pharyngiennes exactement dans le plan sagittal de l'embryon, les ablations de demi-segments n'ont pu être utilisées. Comme nous l'avons déjà vu, l'ablation du segment mandibulaire entier entraîne de

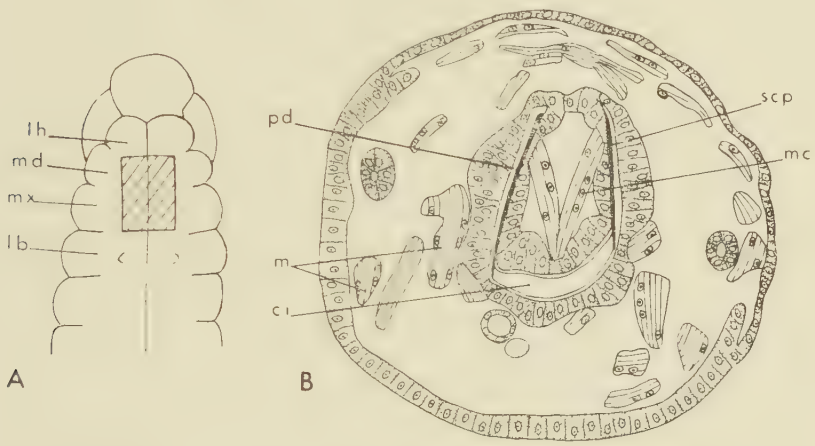


FIG. 31. — Ablation de la région sternale mandibulo-maxillaire.

A : Schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Coupe transversale schématique de l'opéré au moment de l'éclosion : absence de crêtes pharyngiennes (G × 280).

ci, cibarium ; *lb*, segment labial ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *md*, segment mandibulaire ; *mx*, segment maxillaire ; *pd*, poche dorsale ; *scp*, squelette céphalopharyngien.

nombreuses perturbations dans la céphalogenèse. Il est alors difficile de constater l'absence ou la présence des crêtes pharyngiennes chez la larve. Une seule fois, j'ai pu enlever la région sternale des segments mandibulaire et maxillaire. La larve à l'éclosion paraissait normale ; seules ses crêtes pharyngiennes manquaient (fig. 31). Ce résultat aurait dû être contrôlé par l'ablation élective des lobes hypopharyngiens, mais, en dépit de mes efforts, je n'ai pu réussir cette opération.

Sauf si le territoire des crêtes pharyngiennes déborde légèrement sur le segment maxillaire, la région sternale de ce dernier ne devrait pas participer à la formation du plancher cibarial. Nous avions observé sur les embryons vivants un étirement du segment maxillaire. Cet étirement était tel que le matériel maxillaire semblait être rejeté tout entier

sur les côtés et incorporé ensuite aux lobes antérieurs. L'étude du cibarium chez la larve confirme cette observation : si la région sternale du segment maxillaire s'était invaginée à l'intérieur de la cavité buccale, elle devrait être placée entre les crêtes pharyngiennes et le labium. Or nous avons vu que le canal salivaire débouche juste en avant des crêtes pharyngiennes.

C. — Conclusion.

Le système nerveux stomatogastrique se développe à partir de deux invaginations de la paroi dorsale du stomodeum ; la première invagination correspond aux ébauches des ganglions frontal et œsophagien, la deuxième aux ganglions hypocérébral et ventriculaire ainsi qu'aux corpora cardiaca. Mes observations s'accordent sur ce point avec celles de Ludwig. J'ai cependant noté des divergences entre les faits rapportés par Ludwig et mes propres observations. D'après les schémas donnés par Ludwig, les deux ébauches du système nerveux stomatogastrique apparaîtraient assez tardivement ; elles ne sont pas encore détachées de la paroi stomodéale quand le repli céphalique se forme [1]. J'ai démontré au contraire l'apparition beaucoup plus précoce des ébauches du système nerveux stomatogastrique, déjà au stade bandelette embryonnaire, avant même que toute la paroi dorsale du stomodeum soit invaginée. L'ébauche initiale du jabot apparaît comme une invagination d'abord semblable aux deux invaginations du système nerveux stomatogastrique. Quelques-unes de ses cellules prendront les caractères de cellules nerveuses. Elles participent à la formation du ganglion œsophagien ou du nerf qui en part et qui innerve le jabot. Seul Ludwig avait déjà signalé la présence de ce ganglion.

L'origine cibariale du « pharynx » dans lequel débouche le stomodeum est définitivement démontrée par mon étude embryologique. Le plafond de ce « pharynx » est formé par la paroi ventrale du clypéo-labre. Son plancher est d'origine hypopharyngienne : les lobes hypopharyngiens et au moins la région sternale du segment mandibulaire s'invaginent. La région sternale invaginée sécrète les crêtes pharyngiennes, tandis que les lobes hypopharyngiens constituent les régions latérales du plancher cibarial. Le territoire où se sont formés les bras antérieurs du tentorium

1. Voir Ludwig (1949), p. 104, fig. 58.

pénètre à l'intérieur de la cavité buccale en même temps que le matériel hypopharyngien. La présence des bras antérieurs du tentorium dans cette formation nous permet de délimiter avec précision le plancher cibarial et la paroi stomodéale.

Chapitre IV.

POCHE DORSALE

Chez la larve, une partie du squelette céphalo-pharyngien est logée dans un diverticule dorsal de la cavité atriale. Ce diverticule ou « poche dorsale »[1] apparaît pendant « l'involution de la tête », mais son origine n'est pas bien élucidée. J'essaierai de montrer quelles régions de l'embryon participent à l'édification de cette poche dorsale.

J'ai déjà décrit (p. 25), d'après mes observations *in vivo*, l'apparition du repli dorsal, puis les mouvements qui font disparaître progressivement les lobes procéphaliques et la région clypéo-labrale. Je compléterai ces observations préliminaires par une étude histologique, afin de préciser les modalités de la formation du repli dorsal, le sort des lobes procéphaliques et celui du clypéo-labre.

Comme le repli dorsal s'ébauche latéralement, de chaque côté de l'embryon, il est possible qu'une partie du gnathos s'incorpore au repli dorsal et participe alors à la formation de la poche dorsale. Pour résoudre ce problème, j'analyserai les résultats fournis par les ablations des divers segments et j'examinerai l'évolution des ébauches tentoriales.

1. Je reprends le terme de *poche dorsale* que Snodgrass avait employé en 1924 pour désigner le diverticule qui se forme aux dépens de la *tête larvaire*. Bien qu'en principe le terme de *sac frontal* soit réservé aux deux poches qui contiennent les ébauches antenno-oculaires de l'imago, il est souvent utilisé (à tort) à la fois pour ces ébauches imaginales et la région larvaire invaginée pendant l'involution de la tête. Ceci aboutit à des confusions regrettables.

A. — Évolution des lobes procéphaliques et du clypéo-labre.

1. — Lobes procéphaliques et clypéo-labre au stade bandelette embryonnaire segmentée.

Lors de l'examen in vivo, nous l'avons vu, les composants céphaliques sont bien reconnaissables dans la bandelette embryonnaire segmentée (fig. 3). Les lobes procéphaliques occupent une position latéro-dorsale sur l'embryon. Une zone d'épithélium extra-embryonnaire les sépare médio-dorsalement ; elle est étroite, de forme triangulaire. Cet épithélium est mince. Les noyaux de ses cellules sont allongés. Dans la région antérieure de l'embryon ils ont la même dimension que ceux des autres cellules ectodermiques. Ils sont au contraire de grande taille à la hauteur du bord postérieur des lobes procéphaliques, de même qu'au niveau du thorax et de l'abdomen.

Au stade 9, l'ébauche du cerveau n'est pas encore complètement détachée de la paroi épidermique. Du côté externe, les noyaux des neuroblastes se reconnaissent à leur taille ; beaucoup d'entre eux sont encore en division. Du côté interne, les cellules ganglionnaires sont déjà nombreuses et beaucoup d'entre elles se divisent. Leur arrangement en files s'observe surtout dans le futur protocerebron.

On ne peut délimiter qu'approximativement les trois constituants du cerveau. Le mouvement de bascule subi par les lobes procéphaliques (par rapport à ceux des Orthoptères, par exemple) a rejeté le deutocerebron vers le côté dorsal de l'embryon. Le deutocerebron est à peu près au même niveau transversal que le tritocerebron. Le protocerebron est devenu entièrement dorsal. Il est impossible de distinguer les trois lobes qui le composent. Cependant, d'après l'orientation prise par les lobes procéphaliques, la région la plus antérieure du protocerebron correspond au lobe 3, décrit chez les Orthoptères comme étant le plus proche du plan sagittal. Cette région est reliée à la paroi épidermique par deux groupes de 7 à 8 cellules remarquables par la taille de leur noyau et la basophilie de leur cytoplasme (fig. 32A). Le lobe optique (1er lobe), latéral chez les Orthoptères, se forme sur le bord postérieur des lobes procéphaliques chez *Calliphora*. Il apparaît comme une invagination de la paroi ectodermique (fig. 32B) ; c'est l'échancrure déjà observée in vivo à la hauteur du segment maxillaire, de chaque côté de l'embryon (fig. 3). Je rappelle

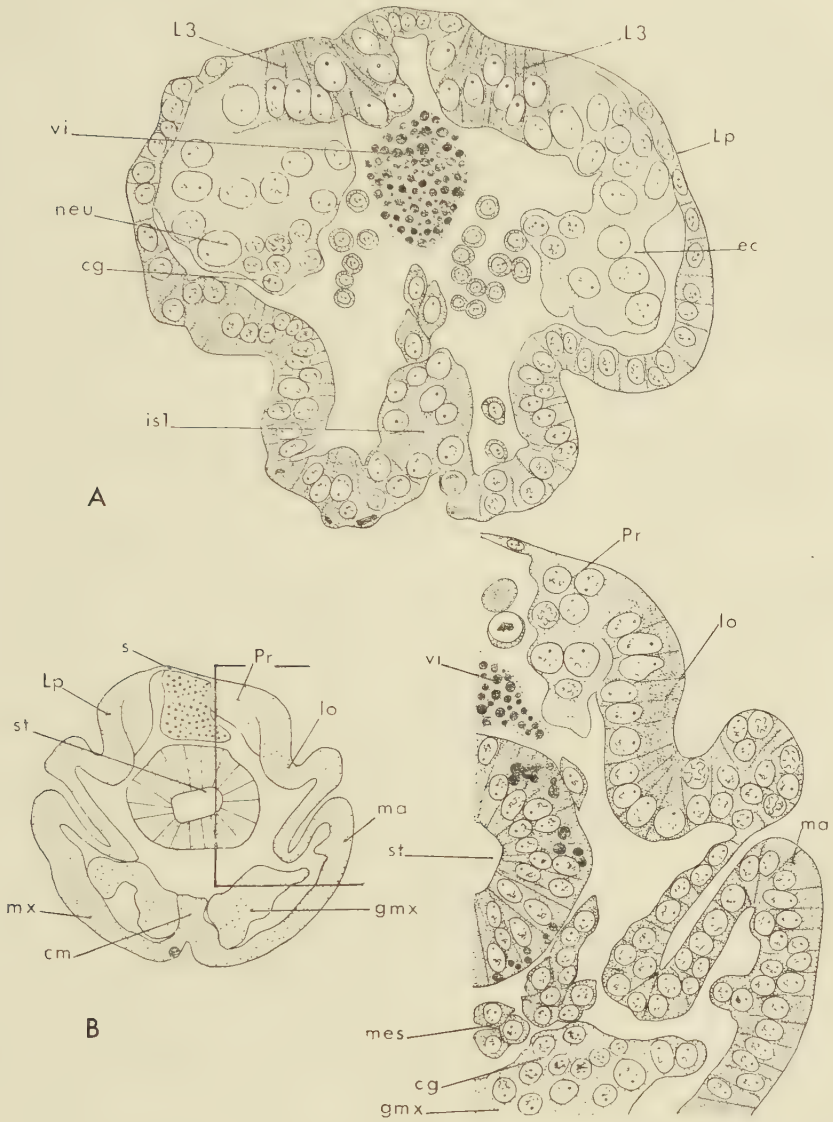


FIG. 32. — Coupes transversales d'un embryon au stade 9. L'une passe par le lobe 3 du protocerebron (A), l'autre par l'ébauche du lobe optique (B). La figure B comporte à droite le dessin agrandi de la région encadrée sur celui de gauche. (G × 170 ou G × 420).

cg, cellule ganglionnaire ; *cm*, cordon médian ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gmx*, ganglion maxillaire ; *is* 1, première invagination stomodéale ; *L 3*, lobe 3 du protocerebron avec la présence de cellules caractéristiques ; *lo*, invagination du lobe optique ; *Lp*, lobe procéphalique ; *ma*, ébauche de la mâchoire ; *mes*, mésoderme ; *mx*, segment maxillaire ; *neu*, neuroblaste ; *Pr*, protocerebron ; *s*, séreuse ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

qu'avec le bourrelet dorsal, ces deux échancrures sont les seules différenciations visibles extérieurement sur les lobes procéphaliques. A aucun moment, il n'apparaît d'ébauches antennaires repérables.

En avant des lobes procéphaliques, l'ébauche clypéo-labrale forme une sorte de calotte au pôle antérieur du germe (fig. 16). Elle constitue avec la paroi dorsale du stomodeum, non encore invaginée, un lobe dorsal que Weismann et Breuning ont désigné sous le terme de « Vorderkopf ». Un léger étranglement sépare l'ébauche clypéo-labrale des lobes procéphaliques, mais, ventralement, cette ébauche est en continuité avec le territoire stomodéal.

2. — Évolution des lobes procéphaliques et du clypéo-labre jusqu'au moment de l'apparition du repli dorsal.

a. — *Clypéo-labre.*

Nous avons déjà étudié l'évolution du clypéo-labre afin de comprendre la constitution du cibarium (fig. 16 à 23). Au fur et à mesure que le stomodeum recule dans la profondeur de l'embryon, une partie de l'ébauche clypéo-labrale bascule vers le côté ventral pour former la paroi épipharyngienne du cibarium. En même temps, toute l'ébauche s'allonge par un étirement de ses cellules. Comme toute une partie du clypéo-labre bascule vers le côté ventral, les cellules de la paroi dorsale s'étirent bien davantage que les cellules de la paroi ventrale et finissent par former une lame mince et transparente. Au stade 15 seulement, les parois dorsale et ventrale (ou épipharyngienne) sont à leur place définitive. Le clypéo-labre, droit jusqu'alors, s'est courbé au-dessus de l'ouverture buccale, peut-être par manque de place sous les enveloppes de l'œuf. Le clypéo-labre se redresse à nouveau lorsque une partie de la tête disparaît sous le repli dorsal. Il atteint son allongement maximum entre les stades 16 et 17.

Muscles cibariaux. — Un peu avant le stade 13, à la limite entre le clypeus et les lobes procéphaliques, l'ectoderme présente deux épaississements latéraux. Les muscles cibariaux les plus postérieurs s'inséreront sur ces épaississements.

Au stade 13, les ébauches des muscles cibariaux sont encore très courtes et s'insèrent seulement sur la paroi épipharyngienne. Leur deuxième insertion, sur la paroi dorsale du clypéo-labre, est plus tardive.

Elle se fera au stade 15 pour les muscles cibariaux postérieurs et à des stades encore plus âgés pour les muscles cibariaux antérieurs. Les insertions sur le clypéo-labre sont plus latérales que sur la paroi épipharyngienne, si bien que, dans une section transversale, les muscles cibariaux droits et gauches divergent vers la face dorsale de l'embryon (fig. 37B).

Organes sensoriels du labre. — Au stade 11, deux petits nodules apparaissent dorsalement sur le clypéo-labre. Ils représentent les ébauches des organes sensoriels du labre (fig. 19). Ils s'accroissent puis font nettement saillie vers l'intérieur. Par suite de la migration du matériel clypéo-labral, ils prennent enfin une position apicale (fig. 20). Leurs cellules acquièrent un aspect caractéristique, que nous retrouvons pour les autres organes sensoriels : elles sont moins chromophiles que les cellules épidermiques banales et leur noyau est légèrement plus gros. Ces organes sensoriels du labre ne sont en relation avec aucune différenciation cuticulaire particulière.

Deux nerfs labraux les relient au tritocerebron ; leur racine s'unira aux connectifs frontaux un peu avant l'éclosion.

Dent médiane. — Au stade 13, un groupe de quelques cellules s'individualise sur la paroi clypéo-labrale, un peu en arrière des ébauches des organes sensoriels du labre (fig. 20, *dm*). Ces cellules deviennent plus hautes que les éléments voisins ; leur noyau émigre vers l'intérieur tandis que le cytoplasme périphérique devient plus colorable. Bientôt, ce nodule cellulaire, piriforme, fait nettement saillie à la surface du clypéo-labre. Il se rapproche des organes sensoriels du labre pour occuper une position apicale, un peu après le stade 16 (fig. 23). Ce groupe de cellules sécrète la « dent médiane », qui est une différenciation propre à l'asticot du premier stade.

b. — *Lobes procéphaliques.*

La formation de la capsule céphalique ne présente initialement aucune particularité notable. Les lobes procéphaliques se rapprochent l'un de l'autre progressivement, ce qui amène la fermeture dorsale de la capsule céphalique. Comme chez d'autres Insectes, les rapports topographiques des différentes parties du cerveau se modifient. Tandis que les ganglions du gnathos se déplacent vers l'avant, le deutocerebron, suivi par le tritocerebron, bascule vers le côté dorsal et se place en avant

du protocerebron. Le tritocerebron devient alors la région la plus antérieure du cerveau ; la sortie des nerfs labraux est tout à fait en avant.

En même temps, le protocerebron se tasse dans le sens antéro-postérieur. Sa longueur passe de 225 μ à 150 μ entre les stades 11 et 15. La présence, au niveau du lobe 3, des deux groupes de cellules remarquables par la taille de leur noyau et la basophilie de leur cytoplasme (p. 68), nous permet de reconnaître pendant longtemps encore la limite entre le deuto- et le protocerebron (fig. 33). Alors que la ségrégation du cerveau est réalisée, ces deux groupes de cellules font encore partie de la paroi céphalique. Les noyaux ont tendance à s'enfoncer vers l'intérieur. Ces deux groupes restent séparés l'un de l'autre par quelques cellules épidermiques. Lorsque la capsule céphalique commence à se fermer dorsalement, ils fusionnent en une masse unique qui a une forme de haltère (fig. 33B'). Les cellules finissent par se détacher de la paroi céphalique, au moment où le repli dorsal apparaît (stade 16). Elles sont alors situées juste au-dessus de la commissure protocérébrale dont les premières fibres sont visibles (fig. 33C'). Ces cellules perdront rapidement leurs caractères particuliers. A ma connaissance, elles n'ont pas encore été signalées. Okada (1962) observe, dans l'épiderme de *Chilo suppressalis*, la présence de cellules qui pénètrent ensuite dans les ganglions et qui pourraient, d'après lui, devenir des cellules neurosécrétrices. Il serait donc intéressant de rechercher ce que deviennent chez *Calliphora* les deux groupes de cellules particulières du protocerebron. Pour le moment, je me contenterai de souligner que l'emplacement de ces cellules chez l'embryon au-dessus du pont protocérébral paraît correspondre à celui des cellules neuroglandulaires mentionnées chez la larve par Possompès (1953, p. 329, fig. 55).

Au stade 9, les ébauches des lobes optiques apparaissent, nous l'avons vu, comme deux invaginations de la paroi des lobes procéphaliques, une de chaque côté de l'embryon. Chaque invagination est profonde et étroite antérieurement, mais elle s'élargit vers l'arrière (fig. 32B). Les cellules gangliogènes y sont disposées en une assise très régulière. Bien que leur aspect diffère de celui des neuroblastes, elles ont cependant des noyaux assez grands et un cytoplasme basophile comme les cellules particulières signalées plus haut dans le lobe 3 du protocerebron.

Chaque ébauche des plaques optiques se présente, au stade 12, comme un léger épaississement de la paroi céphalique, ventral par rapport à l'invagination du lobe optique. Cette ébauche est au même niveau trans-

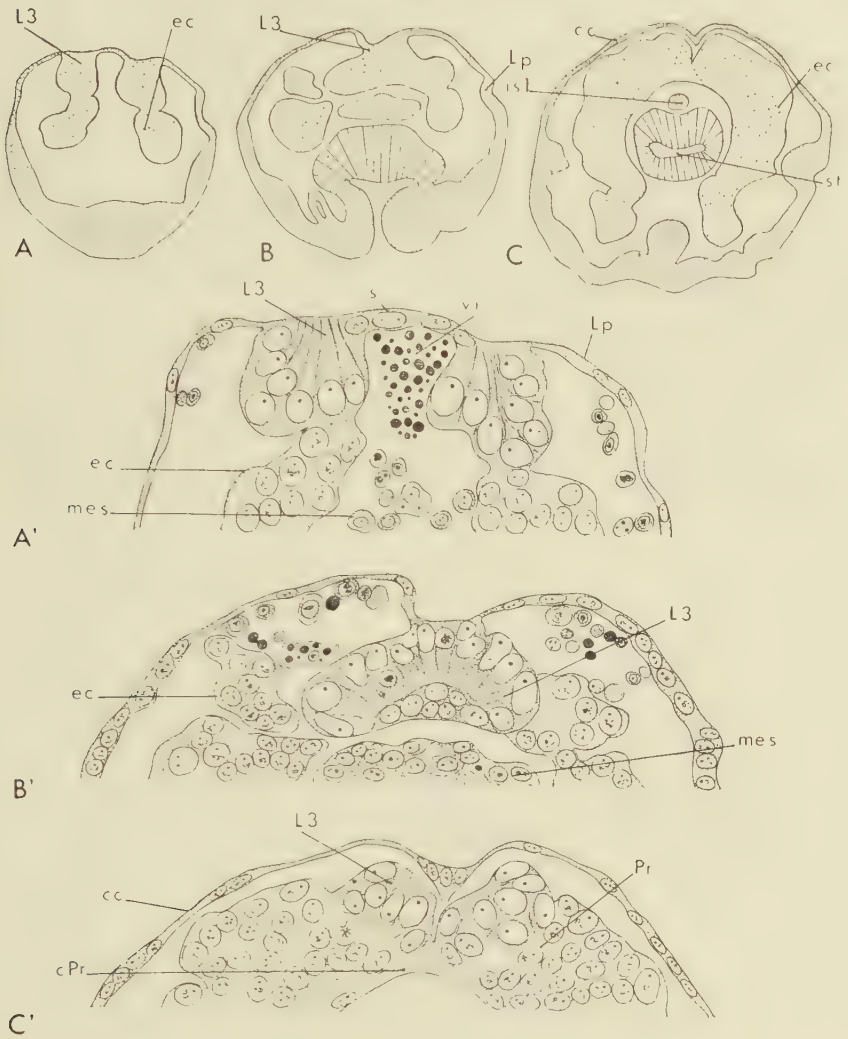


FIG. 33. — Évolution des cellules particulières du lobe 3 du protocerebron.

A, B, C : Coupes transversales schématiques d'embryons aux stades 12, 15 et 16 (G × 170). — A′, B′, C′ : Dessins agrandis de la partie dorsale de A, B, C (G × 420).

cc, capsule céphalique ; *cPr*, commissure protocérébrale ; *ec*, ébauche du cerveau ; *is* 1, ébauche antérieure du système nerveux stomatogastrique ; *L 3*, lobe 3 du protocerebron ; *Lp*, lobe procéphalique ; *mes*, mésoderme ; *Pr*, protocerebron ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

versal que le territoire « pseudotrachées-crochet » du segment maxillaire (fig. 34A).

L'invagination du lobe optique se referme progressivement. Certaines de ses cellules se divisent encore. La plaque optique devient plus nette : un léger étranglement la sépare du territoire maxillaire. Ses

cellules prennent peu à peu l'aspect d'éléments sensoriels : les noyaux sont légèrement plus grands et moins colorables que ceux des cellules épidermiques banales. Au stade 15, la face dorsale du lobe optique perd sa connexion avec la capsule céphalique et s'applique contre le proto-

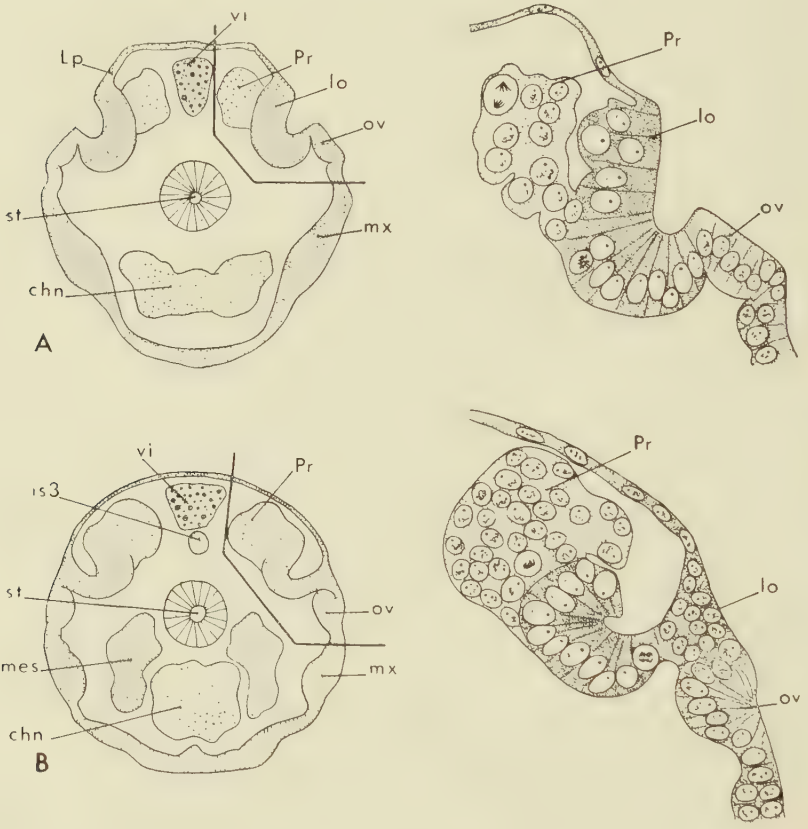


Fig. 34. — Lobe optique et plaque optique.

Coupes transversales d'embryons au milieu du stade 12 (A) et au stade 15 (B). — A droite dessin agrandi (G × 420) de la région encadrée sur le dessin de gauche (G × 170).

chn, chaîne nerveuse ventrale ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *lo*, lobe optique ; *Lp*, lobe procéphalique ; *mes*, mésoderme ; *mx*, segment maxillaire ; *ov*, ébauche de l'organe visuel (plaque optique) ; *Pr*, protocerebron ; *st*, stomodeum ; *vi*, vitellus.

cerebron (fig. 34B). Mais la face ventrale reste reliée à la plaque optique. Le lobe optique forme alors une cupule largement ouverte ; les cellules y sont grandes, avec des noyaux disposés toujours en une seule assise très régulière. Cette cupule se referme, sauf à l'arrière, en une vésicule. Le lobe optique s'intègre davantage au cerveau, mais la disposition toujours très régulière de ses noyaux permet de le reconnaître encore pendant longtemps. Entre les stades 15 et 16, la partie du lobe optique qui reste

FIG. 35. — Coupes frontales d'un embryon entre les stades 15 et 16. — Le schéma A représente une coupe plus dorsale que le schéma B. A droite : dessin agrandi de la région encadrée (G × 170 et G × 420).

bd, bourrelet dorsal ; *cc*, capsule céphalique ; *De*, deutocerebron ; *lo*, lobe optique ; *m*, muscle ; *mes*, cellules mésodermiques ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *mth 1*, *mth 2*, muscles pro — et mésothoraciques ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *ov*, organe visuel ; *Pr*, protocerebron ; *td*, tube digestif ; *th 1*, *th 2*, segments pro — et mésothoracique ; *tr*, trachée.

reliée à la plaque optique s'étire en une sorte de tractus. Les deux plaques optiques font saillie vers l'intérieur de l'embryon ; elles comprennent un nombre très restreint de cellules (fig. 35).

3. — Involution de la tête.

a. — *Repli dorsal et involution de la tête.*

Un bourrelet dorsal apparaît au stade 11, de chaque côté de l'embryon, en arrière de l'invagination des lobes optiques (fig. 3 : 11). Ce bourrelet reste longtemps bien visible ; il est limité par deux sillons. Entre les stades 13 et 15, des ébauches musculaires encore peu distinctes vont s'insérer sur sa paroi (fig. 35).

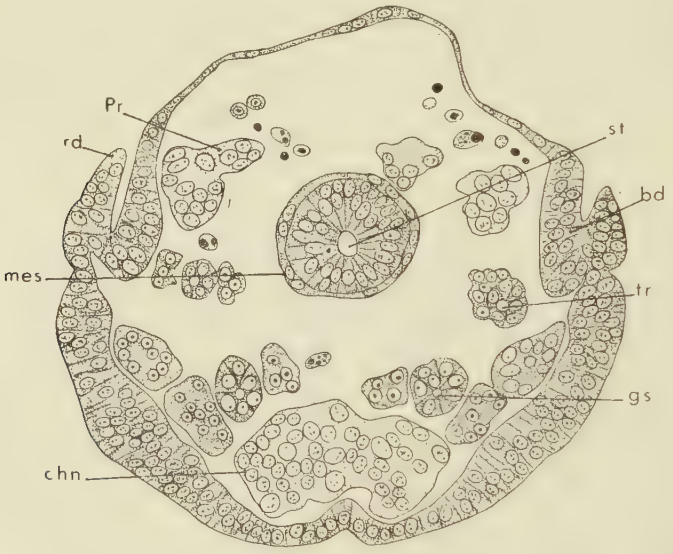


Fig. 36. — Apparition du repli dorsal : Coupe transversale d'un embryon au stade 16 (G × 280).
bd, bourrelet dorsal ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *gs*, glande salivaire ; *mes*, mésoderme : *Pr*, protocerebron ; *rd*, repli dorsal ; *st*, stomodeum ; *tr*, trachée.

Au stade 16, un repli dorsal se forme dans la masse même de ce bourrelet, de chaque côté de l'embryon, près du gnathos. Ces deux replis symétriques s'ouvrent obliquement vers le côté dorsal de la capsule céphalique (fig. 36).

Très rapidement, les deux replis s'accentuent et atteignent, entre les stades 16 et 17, la hauteur des plaques optiques [1] (fig. 37A). Celles-ci sont faites, nous l'avons vu, de quelques cellules un peu moins colorables que les autres éléments épidermiques. Les plaques optiques, de même que toute la région latéro-dorsale de la capsule céphalique, sont alors

1. Ou ébauches des organes visuels (*ov*).

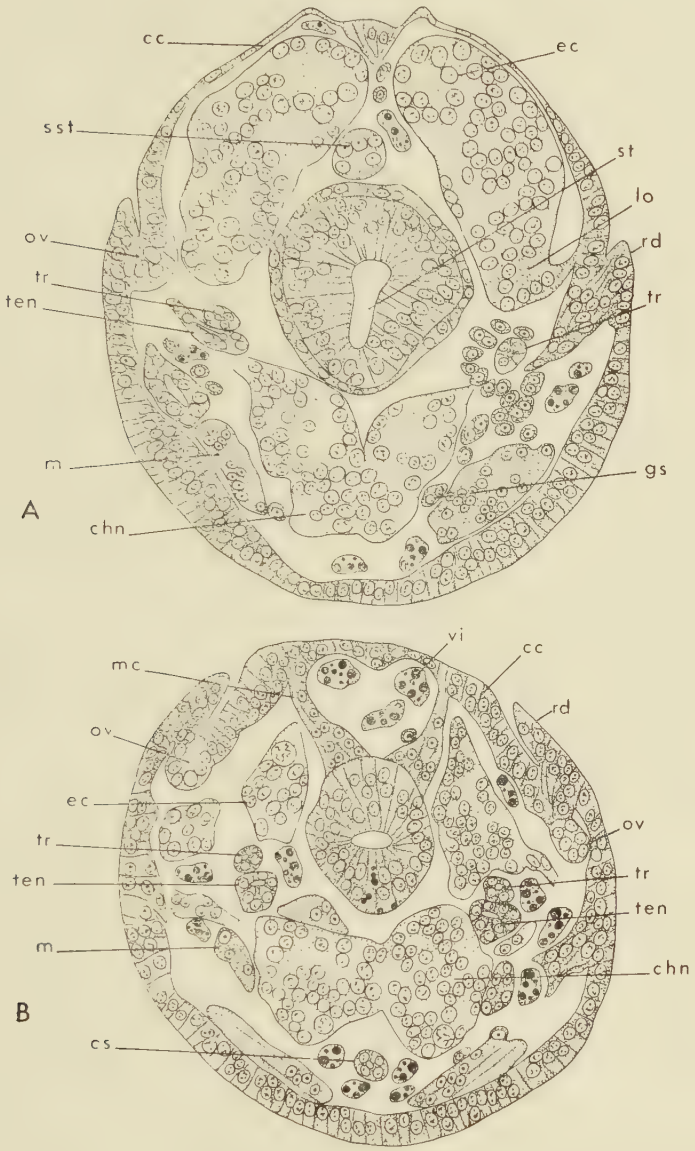


FIG. 37. — Évolution du repli dorsal. — Coupes transversales de deux embryons entre les stades 16 et 17.

A : le repli dorsal atteint le niveau des organes visuels. — B : tassement de la capsule céphalique, ce qui amène les organes visuels à la hauteur des muscles cibariaux postérieurs (G × 280).

cc, capsule céphalique ; *cs*, canal salivaire ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gs*, glande salivaire ; *lo*, lobe optique ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *ov*, organe visuel ; *rd*, repli dorsal ; *sst*, système nerveux stomatogastrique ; *st*, stomodeum ; *ten*, tentorium ; *tr*, trachée ; *vi*, vitellus.

recouvertes par les replis. Ces derniers s'accroissent rapidement par participation de territoires de plus en plus dorsaux de la capsule céphalique, car nous retrouvons les plaques optiques à la racine des replis eux-mêmes (fig. 37B). En s'accroissant les replis se rapprochent l'un de l'autre ; ils fusionnent progressivement d'arrière en avant.

En même temps, sur le bord de la capsule céphalique, contre le gnathos qui continue à se déplacer vers l'avant, la paroi s'épaissit : les cellules deviennent plus étroites et plus hautes. Ce tassement fait remonter l'extrémité du repli, au-dessus de la capsule céphalique, jusqu'au clypéo-labre. Les deux plaques optiques se trouvent ainsi au même niveau transversal que les muscles cibariaux postérieurs (fig. 37B, *ov*).

Au stade 17, les deux replis ont achevé leur fusion ; le repli dorsal unique qui en résulte, a la forme en U, décrite habituellement (fig. 5). L'ouverture de la poche qu'il délimite est tournée vers l'avant. Par des dissections d'embryons fixés, il est possible de voir que le repli se prolonge latéralement par les deux lobes antérieurs et se raccorde ainsi au labium.

L'ensemble formé par le repli dorsal, les lobes antérieurs et le labium va désormais se déplacer d'un même mouvement. Il recouvre le clypéo-labre et forme autour de lui une sorte de fourreau. Lorsqu'une partie du labium s'invagine à l'intérieur de la cavité préorale, ce mouvement d'invagination est suivi par la partie antérieure du repli dorsal. L'emplacement définitif des insertions musculaires le montre très nettement. Aux stades 16 et 17, des muscles s'attachent à la paroi du repli, assez antérieurement (comparer avec la figure 42). Au stade 20, nous retrouvons leur insertion sur la paroi de la poche dorsale, à l'intérieur de l'embryon (comparer avec la figure 43). Je n'ai pu trouver aucun point de repère permettant de suivre un mouvement d'invagination au niveau des lobes antérieurs. Il est vraisemblable que la région mandibulaire des lobes antérieurs effectue elle aussi un mouvement d'invagination et tapisse l'intérieur de la cavité préorale, tandis que la portion maxillaire reste externe et s'étale à la surface des lobes antérieurs (voir p. 44).

La plus grande partie de la tête a donc disparu sous le repli dorsal et « l'involution de la tête » est achevée. La poche dorsale s'est formée au-dessus du cibarium ; elle est impaire (fig. 29 et 38). Comme vers la fin de « l'involution de la tête », le repli dorsal se prolongeait par les lobes antérieurs jusqu'au labium, la poche dorsale communique latéralement avec la cavité atriale (fig. 38B).

Avant l'éclosion, quelques remaniements perturbent la structure de cette poche, qui s'allonge suivant l'axe antéro-postérieur de l'embryon en même temps que le cibarium. Sa communication latérale avec l'atrium

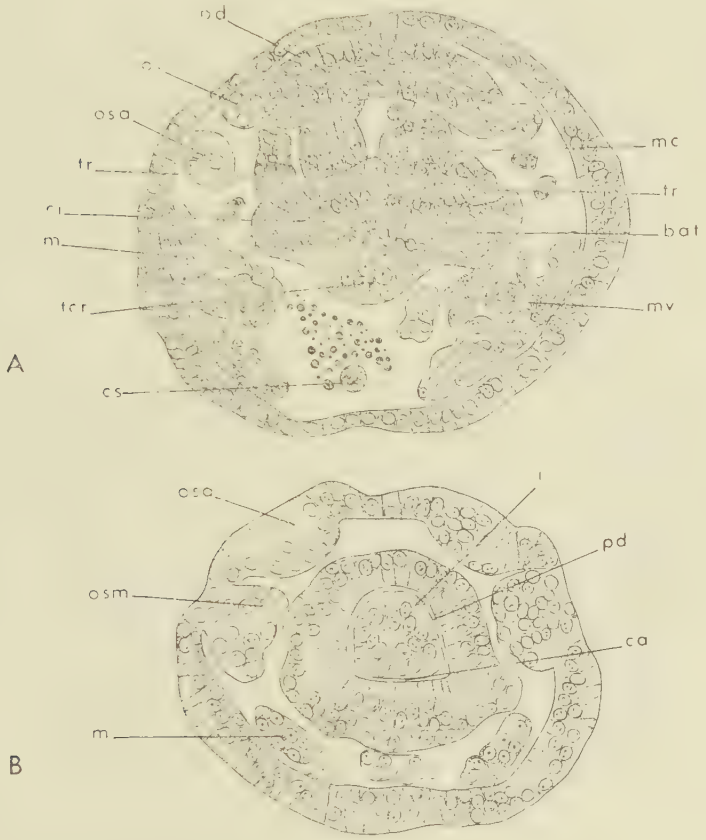


FIG. 38. — Formation de la poche dorsale.

A : coupe transversale d'un embryon au stade 19, elle passe par les organes visuels. — B : coupe transversale d'un embryon au stade 20, elle passe par la cavité atriale (G × 280).

bat, bras antérieur du tentorium ; *ca*, cavité atriale ; *ci*, cibarium ; *cs*, canal salivaire ; *l*, labre ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *mv*, muscle ventral abortif ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *ter*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tr*, trachée.

s'étend à une grande partie de la cavité cibariale. Il m'a été difficile d'observer les processus de cette extension. Toute la poche dorsale tend à s'étaler, ce que nous avions déjà remarqué pour les autres ébauches ; mais ses parois dorsale et ventrale s'étirent plus particulièrement dans leurs régions médianes, sur une grande partie de leur longueur. Elles deviennent très minces, se déchirent, puis de chaque côté de la déchirure,

la paroi dorsale se ressoude à la paroi ventrale. Par ce processus assez inattendu, la poche dorsale devient paire sur une partie de sa longueur (fig. 39).

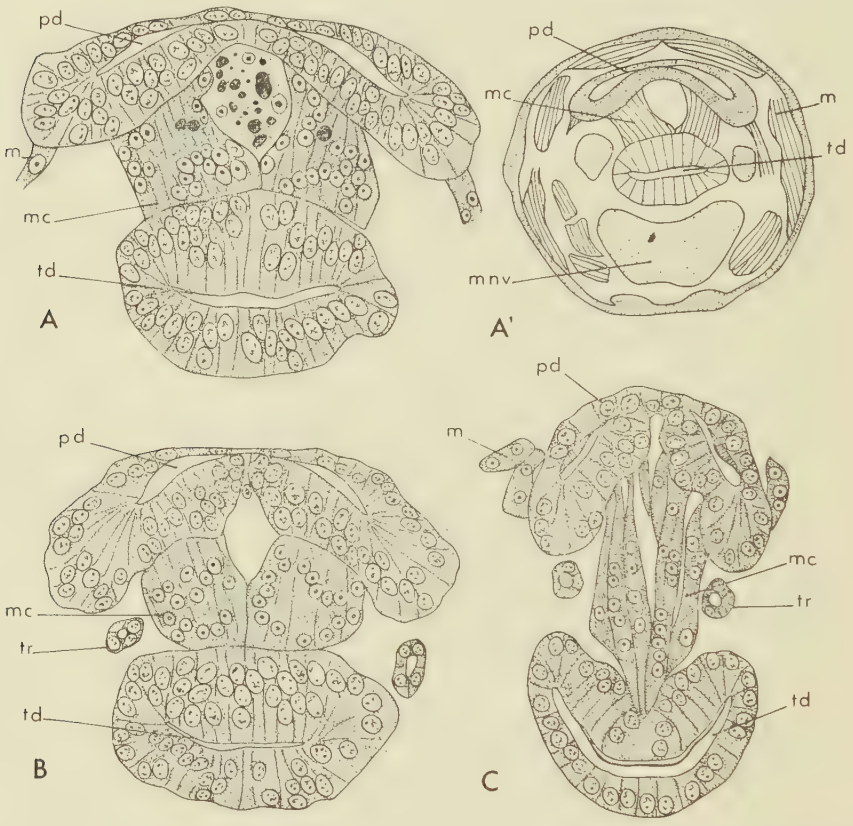


FIG. 39. — Évolution de la poche dorsale : le schéma A′ rappelle l'emplacement de la poche dorsale chez un embryon au stade 20 (G × 170).

A, B, C : poche dorsale chez un embryon au stade 20, chez un embryon quelques heures avant l'éclosion et chez la larve venant d'éclore (G × 420).

m, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *pd*, poche dorsale ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

b. — *Composition de la poche dorsale.*

Par suite de la complexité des mouvements observés au cours de l'involution de la tête, il est difficile de se rendre compte comment les différentes parties de la tête s'ordonnent dans la poche dorsale. Le clypéolabre forme certainement une grande partie de la paroi ventrale de la poche. C'est lui qui sécrète la majeure partie du squelette céphalopharyngien. J'ai constaté en effet qu'après ablation élective de l'ébauche

clypéo-labrale au stade 11, les épines ventrales et dorsales, les plaques céphalo-pharyngiennes et la dent médiane manquent chez la larve. Rappelons que pour Snodgrass (1953) d'après les insertions des muscles cibariaux et frontaux, le squelette céphalo-pharyngien correspondrait à une plaque clypéo-frontale.

La capsule céphalique constitue elle aussi une partie de la poche dorsale, puisque le repli dorsal se forme au-dessus d'elle et la recouvre. L'évolution des plaques optiques le montre clairement. Les plaques optiques occupent une position latéro-postérieure sur les lobes procéphaliques de la bandelette embryonnaire segmentée. Nous les avons vues s'intégrer ensuite au repli dorsal. Après l'involution de la tête, nous les retrouvons sur la paroi de la poche dorsale, faisant légèrement saillie de chaque côté. Leurs cellules se signalent toujours par leur noyau peu colorable, mais elles ne présentent aucune structure sensorielle particulière (fig. 40). Ces deux groupes de cellules sont les organes visuels décrits chez la larve de *Musca domestica* par Bolwig (1945). D'après cet auteur, les cellules de ces organes sont sensibles à la lumière ; elles gardent donc leur fonction, malgré leur position inhabituelle à l'intérieur de l'animal. J'ai observé qu'un nerf part de chaque organe visuel, longe la paroi de la poche dorsale et rejoint le nerf antenno-labral du même côté, ce que n'avait pu voir Bolwig. Cette association de nerfs ne peut s'interpréter que de la manière suivante : le tractus optique que j'ai pu suivre seulement jusqu'au stade 16, doit être englobé en partie par le cerveau lors des remaniements topographiques accompagnant l'involution de la tête. Comme les organes visuels et antennaires sont très proches l'un de l'autre au stade 17, le tractus optique sort, après son trajet à l'intérieur du cerveau, très près de la racine du nerf antennaire du côté correspondant et fusionne avec elle.

L'ablation de l'ébauche clypéo-labrale au stade de la bandelette embryonnaire segmentée nous donne une idée de la part que nous devons attribuer à la capsule céphalique dans la constitution de la poche dorsale (fig. 41). Si nous enlevons l'ébauche clypéo-labrale, l'involution de la tête se fait normalement. Une poche dorsale assez grande est présente chez la larve, au-dessus du tube digestif ; elle semble déboucher directement dans l'atrium. Cette poche dorsale ne contient pas de squelette céphalo-pharyngien. Nous y trouvons en revanche deux organes visuels. Plusieurs muscles s'insèrent sur la paroi de cette poche (Pl. III, 4).

L'étude de ces muscles nous permettra de savoir si la poche dorsale

est d'origine purement céphalique ou céphalo-thoracique. En effet, pour de nombreux auteurs, en particulier pour Ludwig (1949), au moins une partie du repli dorsal se forme aux dépens du thorax. Ce repli a

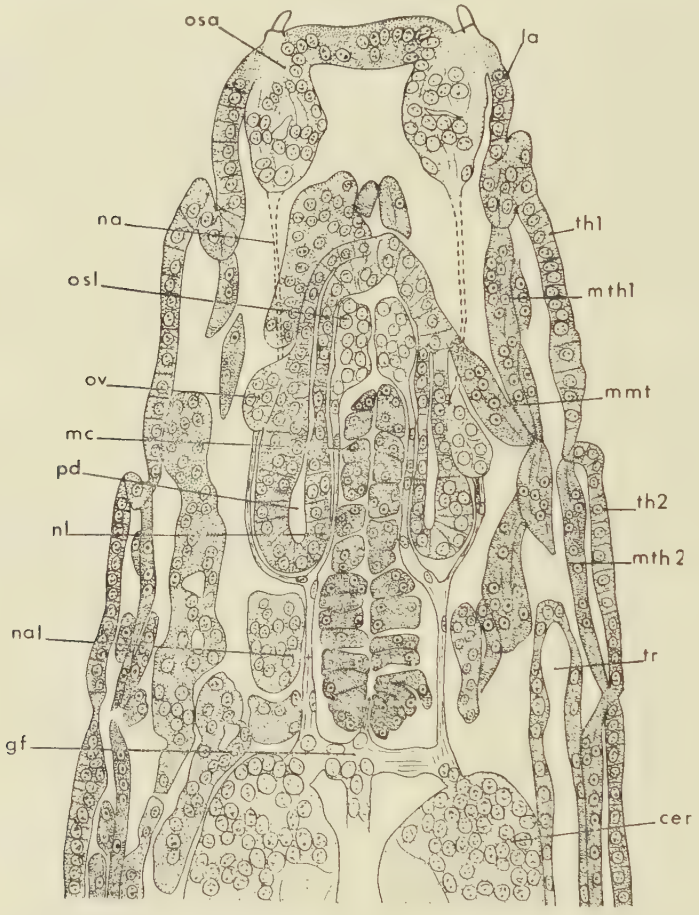


Fig. 40. — Coupe frontale d'un embryon quelques heures avant l'éclosion. Le trajet du nerf antennaire qui n'était pas visible dans la coupe dessinée, a été représenté en pointillé (G × 320).

cer, cerveau ; *gf*, ganglion frontal ; *la*, lobe antérieur ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmt*, muscle moteur de la tête ; *mth 1* et *mth 2*, muscles pro — et mésothoraciques ; *na*, nerf antennaire ; *nal*, nerf antenno-labral ; *nl*, nerf labral ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *th 1* et *th 2*, segments pro — et mésothoracique ; *tr*, trachée.

d'ailleurs souvent été comparé au repli thoracique qui apparaît chez certaines larves de Nématocères et de Brachycères.

Au cours de l'étude vitale du développement, le repli m'a paru être uniquement céphalique : il apparaît, en effet, sur le bord antérieur du bourrelet dorsal qui s'était formé au stade 11 à l'arrière des lobes procé-

phaliques, à la hauteur du labium et qui appartient donc incontestablement à la tête (p. 22 et fig. 3). L'étude histologique confirme pleinement la nature céphalique du bourrelet dorsal. Au stade 13, des ébauches musculaires métamériques sont bien nettes dans chaque segment du thorax et de l'abdomen ; elles nous permettent de constater que le bourrelet dorsal n'appartient pas au prothorax.

Comme je l'ai déjà indiqué plus haut, des ébauches musculaires, d'abord peu distinctes, apparaissent à l'intérieur du bourrelet dorsal entre les stades 13 et 15. Elles sont déjà attachées à la paroi du bourrelet,

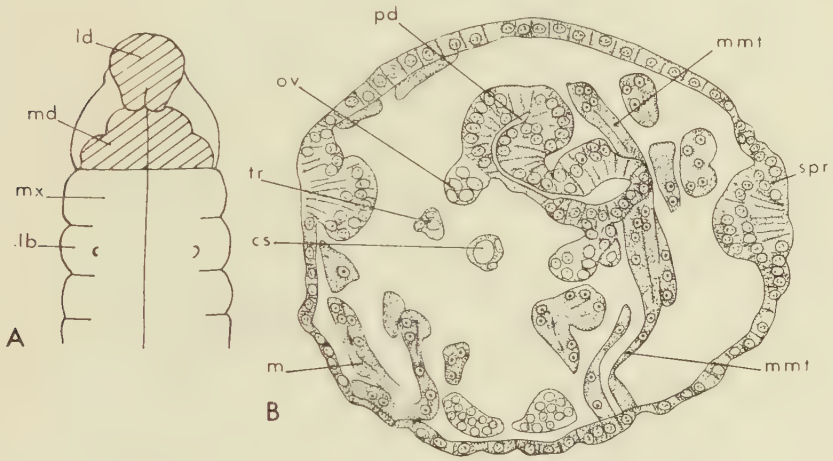


FIG. 41. — Malgré l'absence de clypéo-labre, il s'est formé une poche dorsale encore importante.
A : schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : résultat de l'opération : coupe transversale de l'opéré à l'éclosion (G × 320).
cs, canal salivaire ; *lb*, segment labial ; *ld*, lobe dorsal ; *m*, muscles ; *md*, segment mandibulaire ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *mx*, segment maxillaire ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *tr*, trachée.

mais ne possèdent pas encore de deuxième insertion (fig. 35). Au stade 16, ces ébauches musculaires se répartissent en trois groupes. Certaines se sont accrochées sur la paroi ventrale du prothorax. Un deuxième groupe, très important, a acquis sa deuxième insertion dans la région postérieure du prothorax latéro-dorsalement, certaines des fibres allant jusqu'à la limite entre le pro- et le mésothorax. Le troisième groupe d'ébauches s'attache également sur le prothorax, mais en position plus sagittale et plus antérieure.

A l'intérieur du repli dorsal devenu impair, en forme de U, les deux premiers ensembles de muscles s'insèrent dans la partie la plus postérieure du repli, le troisième sur son bord antérieur (fig. 42). A la fin de l'involu-

tion de la tête, l'insertion de ces muscles se retrouve sur la poche dorsale, dans la région postérieure pour les deux premiers groupes, dans la région antérieure pour le troisième (comparer avec la figure 43).

La présence de ces muscles avait amené Ludwig (1949) à envisager que le prothorax intervenait dans la formation du repli dorsal. A cause

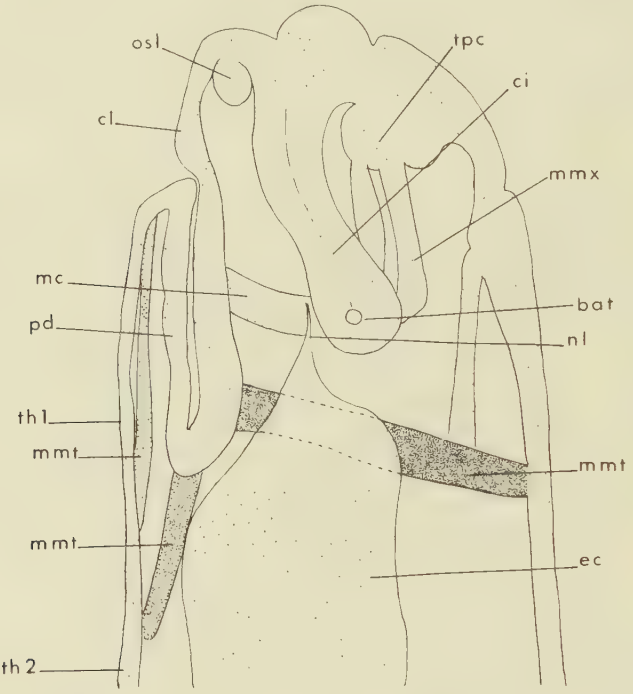


Fig. 42. — Muscles moteurs de la tête chez un embryon au stade 19. Schéma d'après cinq coupes parasagittales successives. On a indiqué la position plus ou moins latérale des muscles par une densité plus ou moins grande du pointillé (G × 320).

bat, bras antérieur du tentorium ; *ci*, cibarium ; *cl*, clypéo-labre ; *ec*, ébauche du cerveau ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *mmx*, muscle maxillaire ; *nl*, nerf labral ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *pd*, poche dorsale ; *th 1*, *th 2*, segments pro — et mésothoracique ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet ».

de leur deuxième insertion sur le prothorax, ces muscles appartiendraient d'après lui à ce segment. Mais ces muscles me paraissent très différents des ébauches musculaires à disposition métamérique, localisées à l'intérieur d'un seul segment. Ils m'ont paru, au contraire, correspondre à des muscles moteurs de la tête, s'attachant d'une part à la capsule céphalique et d'autre part au thorax, tels qu'ils sont décrits chez les Insectes en particulier par Snodgrass (1934) et Weber (1954). Les muscles ventraux abaisseurs de la tête des Insectes s'insèrent sur le bord post-

occipital ou sur le pont tentorial et s'accrochent au prosternum. Ils correspondraient au premier groupe musculaire de l'embryon de *Calliphora*. Les muscles dorsaux élévateurs de la tête s'attachent d'une part sur le

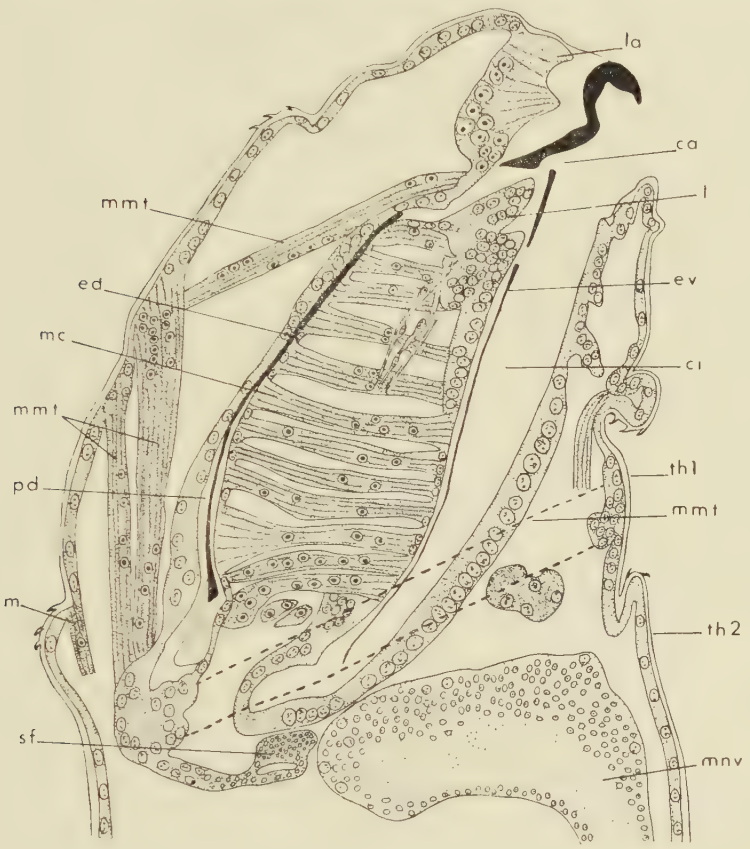


FIG. 43. — Coupe parasagittale d'une larve du 2e stade : muscles moteurs de la tête. Le groupe qui s'insère ventralement sur le thorax, a une position plus latérale que les autres ; il est indiqué en pointillé (G × 130).

ca, cavité atriale ; *ci*, cibarium ; *ed*, épine dorsale ; *ev*, épine ventrale ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *l*, labre ; *la*, lobe antérieur ; *pd*, poche dorsale ; *th 1*, *th 2*, segments pro — et mésothoracique ; *sf*, sac frontal.

bord post-occipital du crâne et d'autre part sur les phragma du mésothorax. D'après SNODGRASS des muscles plus courts peuvent relier la tête au protergum. A ces muscles correspondraient les groupes 2 et 3 trouvés chez *Calliphora*.

A mon avis, le bourrelet dorsal sur lequel s'insèrent ces muscles moteurs de la tête appartiennent aux lobes procéphaliques. Le repli

dorsal et par suite la poche qui en dérive sont bien uniquement d'origine céphalique.

B. — Participation du gnathos, tentorium.

1. — Participation du gnathos à la formation de la poche dorsale.

Le gnathos forme les lobes antérieurs, la cavité préorale et, avec les lobes hypopharyngiens, le plancher cibarial. Nous pouvons cependant nous demander s'il ne participe pas également à l'édification de la poche dorsale. En effet, le repli dorsal apparaît de chaque côté de l'embryon très près des segments maxillaire et labial ; il pourrait donc, a priori, entraîner un peu de ces deux segments. Au moment où le repli se forme, il n'est plus possible sur ses côtés, de délimiter avec certitude le gnathos et les lobes procéphaliques. Ni l'étude vitale, ni les observations histologiques ne permettent de découvrir si du matériel gnathal est incorporé ou non dans le repli dorsal. Pour tenter d'élucider la question, j'ai cherché à voir si, après ablation totale ou partielle du gnathos chez l'embryon, la poche dorsale de la larve s'était modifiée.

L'ablation du gnathos entier provoque de profondes perturbations dans la céphalogenèse : le repli dorsal se forme mal, la région clypéo-labrale reste plus ou moins externe. Chez la larve, le squelette céphalo-pharyngien est anormal. La partie du clypéo-labre restée externe, est recouverte par une sorte de carapace cuticulaire qui se prolonge par deux épines dans une poche dorsale plus ou moins courte. Par suite de ces anomalies, il est impossible d'évaluer les déficiences qui seraient dues à l'ablation elle-même et de savoir, par conséquent, si le gnathos participe ou non à la formation de la poche dorsale.

Après l'ablation du gnathos sur un côté seulement de l'embryon, ou bien après l'ablation des demi-segments maxillaire et labial [1], la céphalogenèse est beaucoup moins perturbée. Cependant, on observe souvent chez la larve une distorsion du clypéo-labre et des épines dorsales. Aussi, même après une étude très précise des coupes histologiques, est-il difficile de dire si une portion de la poche dorsale manque ou non.

Dans quelques cas toutefois, malgré l'absence d'une partie du gnathos,

1. D'après l'étude vitale la participation de matériel mandibulaire semble improbable.

les processus de la céphalogenèse se sont déroulés normalement. Chez la larve, le squelette céphalo-pharyngien de la poche dorsale ne présente alors aucune déformation du côté opéré. J'ai pu, dans ces conditions, observer de légères déficiences dans la poche dorsale du côté opéré. Chez les larves témoins, à l'éclosion, le squelette céphalo-pharyngien n'occupe que la portion antérieure de la poche dorsale ; plus en arrière, les parois sont revêtues seulement d'une fine membrane cuticulaire. Environ 35 μ en arrière de l'extrémité des épines dorsales, une bande de

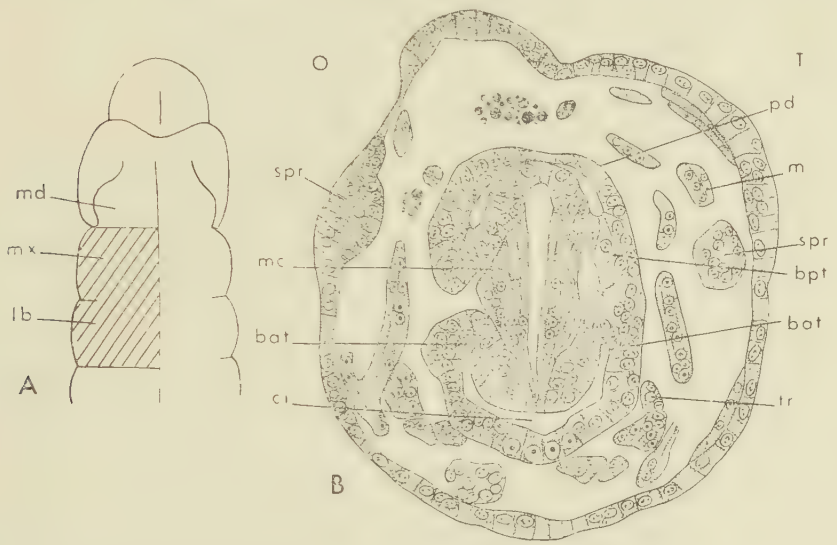


FIG. 44. — A : schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G. × 80). — B : résultat de l'opération : coupe transversale d'un opéré à l'éclosion (G × 320).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *lb*, segment labial ; *bat*, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *ci*, cibarium ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *md*, *mx*, segments mandibulaire et maxillaire ; *pd*, poche dorsale ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *tr*, trachée.

cellules réunit de chaque côté le cibarium [1] à la poche dorsale (fig. 48C). Si l'on enlève sur un côté de l'embryon les segments maxillaire et labial, cette bande de cellules manque et la poche dorsale n'est plus reliée au cibarium (fig. 44). Donc normalement, un peu de matériel maxillo-labial doit être entraîné dans le repli dorsal et incorporé à la poche dorsale. Cette participation du gnathos est certainement très faible. Si l'on enlève les segments maxillaire et labial sur un côté de l'embryon, les mesures effectuées chez les larves nous montrent que, dans plusieurs cas, la poche dorsale a presque la même taille du côté opéré et du côté témoin. La

1. ou plus exactement, le bras antérieur du tentorium, comme nous le verrons plus loin (p. 90).

légère déficience que l'on observe dans les autres cas et qui peut atteindre également le sac frontal est due vraisemblablement aux phénomènes de cicatrisation résultant de l'opération.

Quelle signification devons-nous donner à cette bande de cellules qui relie normalement la poche dorsale au cibarium de chaque côté de l'embryon ? L'étude de son développement nous amène à l'interpréter comme une formation tentoriale.

2. — Tentorium.

a. — *Bras antérieurs du tentorium.*

Au stade 12, les ébauches des bras antérieurs du tentorium sont apparues un peu en arrière de l'ouverture buccale, à la limite des lobes hypopharyngiens et des lobes procéphaliques (fig. 25). Elles se présentent comme deux invaginations tubulaires, rectilignes, à parois minces et à lumière très étroite. Dès leur apparition, les bras antérieurs du tentorium se sont rapidement allongés, car ils mesurent déjà 70 μ. Leur diamètre est le même sur toute leur longueur. Les bras antérieurs du tentorium s'étendent dans un plan parallèle au plan sagittal de l'embryon ; ils se dirigent vers l'arrière, tout en obliquant vers le côté dorsal.

Les bras antérieurs du tentorium continuent à s'allonger, jusqu'au moment où le territoire dont ils dérivent, commence à pénétrer à l'intérieur de la cavité préorale. Au stade 15, leur longueur est de 130 μ. Je n'ai pas vu de mitoses dans les cellules des bras antérieurs. De plus, ces cellules ne paraissent pas s'étirer d'une façon notable. Les bras antérieurs doivent donc s'allonger par invagination continue de matériel superficiel.

Jusqu'au stade 15, leur parcours reste encore dans un plan parallèle au plan sagittal de l'embryon, mais leur direction d'abord oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du germe, devient progressivement parallèle à cet axe. Ce changement commence à l'extrémité distale des bras antérieurs, puis gagne progressivement des régions de plus en plus antérieures.

Lorsque le territoire qui les supporte commence à pénétrer à l'intérieur de l'embryon, les bras antérieurs du tentorium ont, sur toute leur longueur, une direction parallèle à l'axe antéro-postérieur du germe (fig. 45). Comme les bras antérieurs sont engagés dans des anfractuosités du cerveau ou de la chaîne nerveuse ventrale, il n'est pas impossible

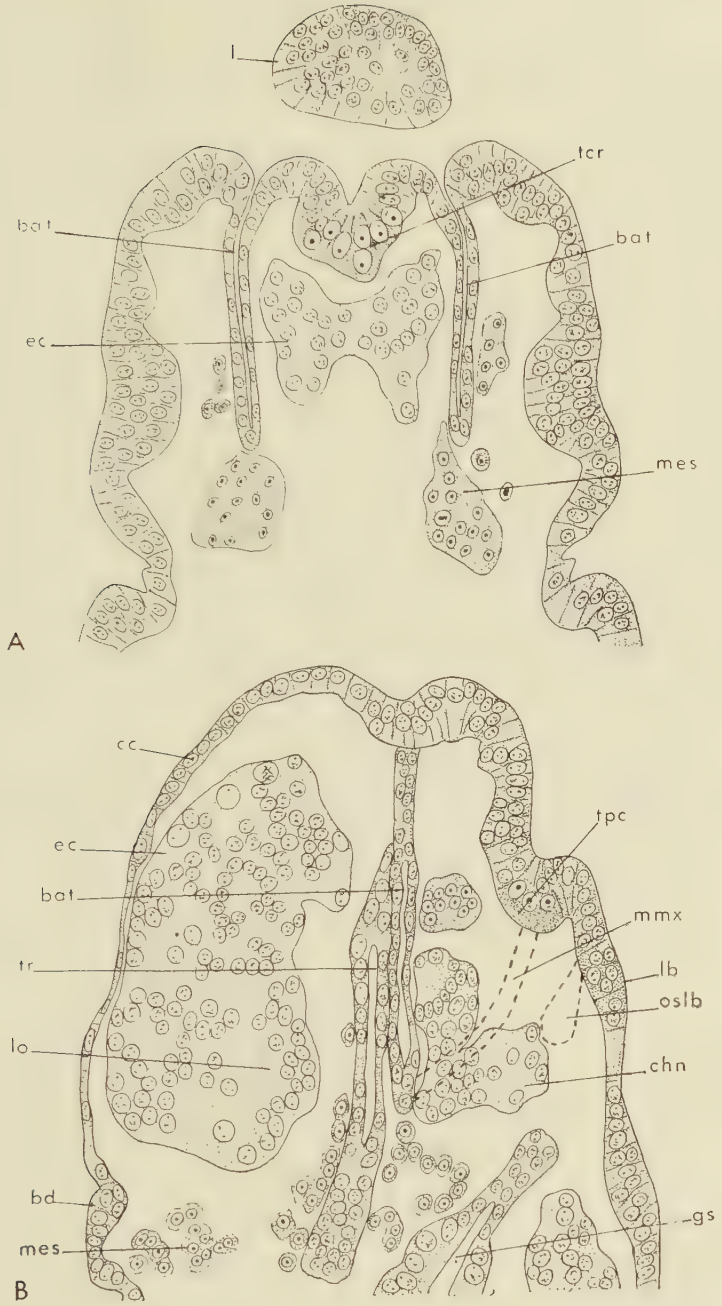


FIG. 45. — Bras antérieurs du tentorium chez un embryon au stade 15. — A : Coupe frontale. — B : Coupe parasagittale : le muscle maxillaire et l'organe sensoriel du labium situés dans un plan un peu plus latéral ont été représentés par des traits interrompus (G × 320).

bat, bras antérieur du tentorium ; *bd*, bourrelet dorsal ; *cc*, capsule céphalique ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gs*, glande salivaire ; *l*, labre ; *lb*, labium ; *lo*, lobe optique ; *mes*, mésoderme ; *mmx*, muscle maxillaire ; *oslb*, organe sensoriel labial ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée.

que les mouvements du système nerveux agissent sur ce changement de direction.

De chacun des deux troncs trachéens principaux, une ramification part en arrière du premier stigmate ; elle longe dorsalement le bras antérieur du tentorium du côté correspondant (fig. 45B).

Le territoire dont dérivent les bras antérieurs, situé à l'entrée de l'ouverture buccale et perpendiculaire à la surface du germe au stade 15, subit un peu après le stade 16, une rotation de 90° qui l'amène, ainsi que le plancher cibarial, dans le même plan que la paroi ventrale du stomodeum. Par suite de ce mouvement, les bras antérieurs s'ouvrent dans la cavité cibariale qui vient de se former et leur direction change (fig. 46). Leur axe antéro-postérieur oblique maintenant vers les côtés de l'embryon.

Après le stade 16, deux tractions opposées vont s'exercer sur les extrémités distale et proximale des bras antérieurs du tentorium.

1° Peu après que le matériel hypopharyngien a disparu de la surface de l'embryon, les bras antérieurs s'attachent à l'ébauche du repli dorsal par l'intermédiaire de deux cordons cellulaires qui, nous le verrons plus loin, peuvent être interprétés comme les bras postérieurs du tentorium (fig. 48B). Lorsque le repli dorsal se déplace vers l'extrémité antérieure de l'embryon, il exerce sur le tentorium une traction vers l'avant.

2° En même temps, le plancher cibarial est repoussé vers l'arrière par le labium ; il s'allonge également. Ceci amène les territoires où s'ouvrent les bras antérieurs à occuper une place de plus en plus postérieure dans l'embryon.

Par suite de ces deux tractions qui s'exercent en sens inverse, les bras antérieurs tendent à prendre une direction perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du germe. Leur forme change : ils se raccourcissent et deviennent plus épais. Leur cavité apparaît, sur les coupes transversales, dans le prolongement de la cavité cibariale. Chaque bras antérieur est relié à la poche dorsale par l'intermédiaire d'un cordon cellulaire plein.

Insertions musculaires sur les bras antérieurs du tentorium. — Ludwig (1949) indique chez la larve de *Calliphora* l'insertion de muscles labiaux et de muscles moteurs des crochets buccaux (muscles mandibulaires d'après lui) sur les parois latérales des « *pharyngeal phragmata* ». L'étude embryologique me permet de préciser que cette insertion se fait sur les bras antérieurs du tentorium.

En effet, chez l'embryon, plusieurs ébauches musculaires s'attachent sur les bras antérieurs (fig. 28 et 46). A partir du stade 17, lorsque le cibarium est en place, ces muscles se dirigent vers l'avant parallèlement au cibarium. J'ai pu observer quelle était leur deuxième insertion. Les

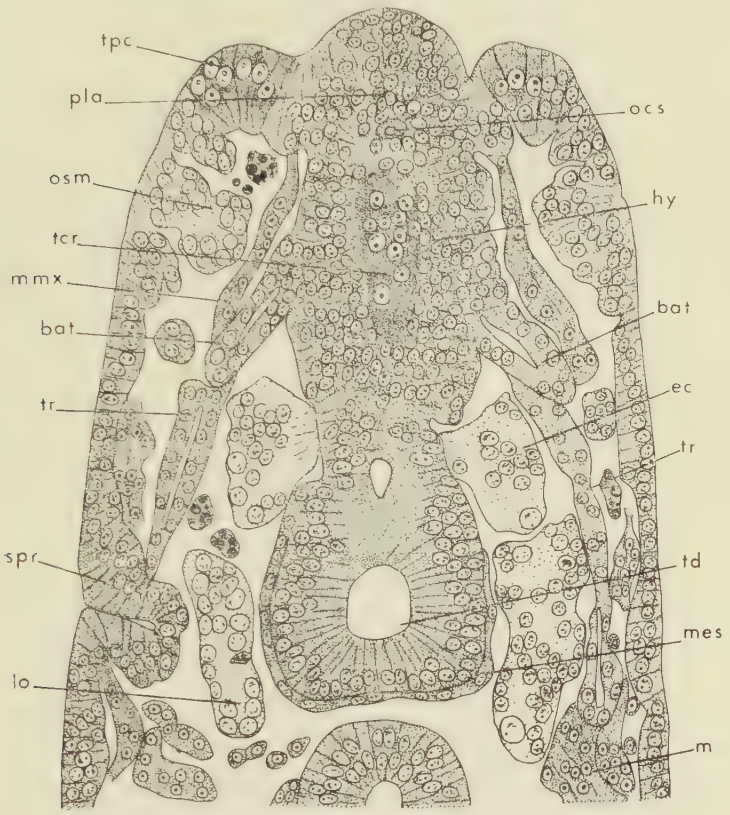


FIG. 46. — Coupe frontale d'un embryon entre les stades 16 et 17 (G × 320).

bat, bras antérieur du tentorium ; *ec*, ébauche du cerveau ; *hy*, territoire hypopharyngien ; *lo*, lobe optique ; *m*, muscle ; *mes*, mésoderme splanchnique ; *mmx*, muscle maxillaire ; *ocs*, débouché du canal salivaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *pla*, plancher atrial ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *td*, tube digestif ; *tpc*, territoire « pseudo-trachée-crochet » ; *tr*, trachée.

uns s'accrochent sur la paroi atriale, tout près des organes sensoriels du labium, donc sur un territoire d'origine labiale. Les autres s'attachent sur la zone « pseudotrachées-crochet » qui appartient, comme je l'ai démontré, au segment maxillaire (fig. 47).

L'impossibilité de préciser davantage les points d'attache des muscles en question sur les segments labial et maxillaire, fait paraître imprudente la recherche d'homologies entre ces muscles et ceux des autres Insectes.

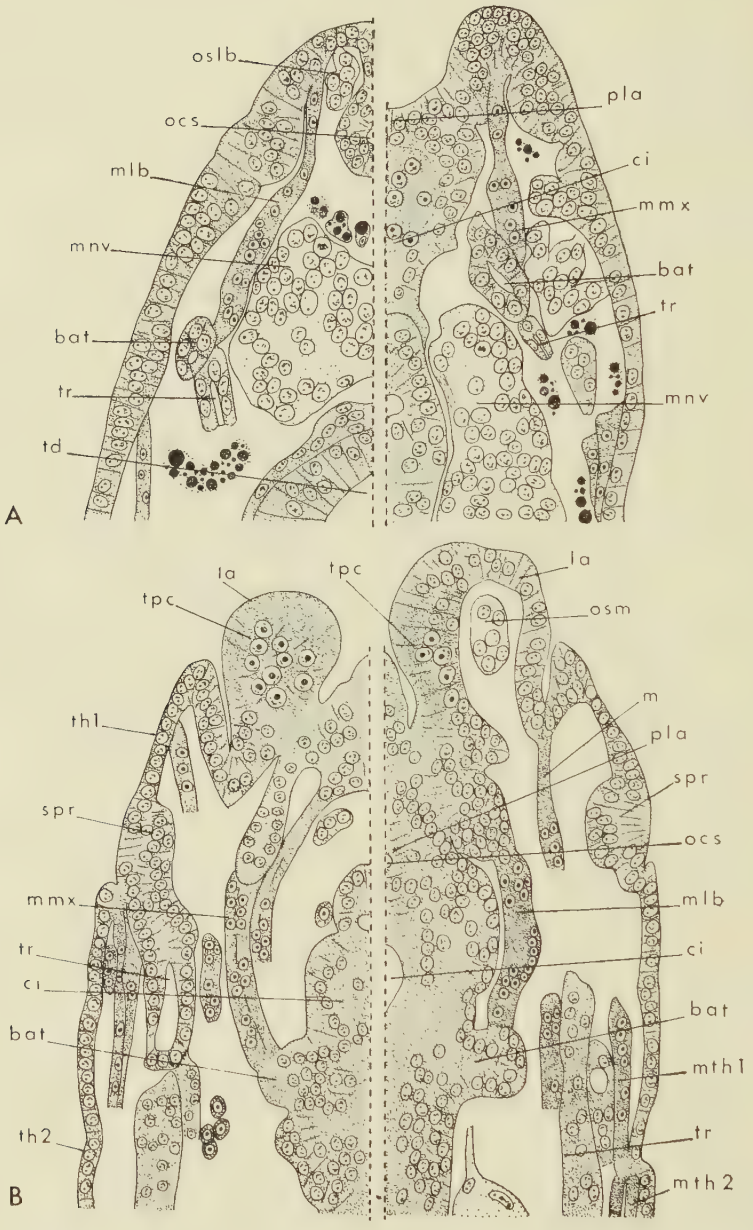


FIG. 47. — Insertion des muscles maxillaires et labiaux sur les bras antérieurs du tentorium, d'après des coupes frontales. Les demi-coupes de gauche sont situées dans un plan plus ventral que celles de droite.

A : embryon entre les stades 16 et 17. — B : embryon quelques heures avant l'éclosion (G × 320).

bat, bras antérieur du tentorium ; *ci*, cibarium ; *la*, lobe antérieur ; *m*, muscle ; *mlb*, muscle labial ; *mmx*, muscle maxillaire ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *mth 1*, *mth 2*, muscles pro — et mésothoraciques ; *ocs*, débouché du canal salivaire ; *oslb*, organe sensoriel labial ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *pla*, plancher atrial ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *td*, tube digestif ; *th 1*, *th 2*, segments pro — et mésothoracique ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée.

En général, les muscles labiaux s'accrochent soit sur la capsule céphalique, soit sur la barre transverse du tentorium. Le transfert d'insertion des muscles labiaux sur les bras antérieurs du tentorium a déjà été signalé chez *Odontomyia*, Brachycère Orthorrhaphe, par Cook (1949). Chez les Insectes, certains muscles moteurs des mâchoires s'accrochent bien aux bras antérieurs du tentorium, mais on peut envisager qu'il y ait eu aussi chez *Calliphora* déplacement, sur ces bras antérieurs, des insertions des autres muscles maxillaires, habituellement observées sur la capsule céphalique ou sur la barre transverse.

J'ai en outre constaté, chez l'embryon de *Calliphora*, la présence de quelques ébauches de fibres musculaires qui s'attachent sur la paroi ventrale des bras antérieurs. Ces ébauches, dirigées vers le côté ventral du germe, sont courtes et dépourvues de deuxième insertion (fig. 38). Elles sont visibles assez longtemps, puis elles dégénèrent. Il me semble intéressant de rappeler au sujet de ces ébauches, l'existence de muscles ventraux abortifs qui s'accrochent au bras antérieur du tentorium chez *Leptinotarsa* et que Such (1963) a interprété comme des vestiges des muscles ventraux de la base mandibulaire.

b. — *Bras postérieurs du tentorium.*

Comme je l'ai indiqué plus haut, les bras antérieurs du tentorium se raccordent au repli dorsal par l'intermédiaire de deux cordons de cellules. Il est normal de supposer que ces cordons représentent les bras postérieurs du tentorium. Mais pour pouvoir l'affirmer, il faut vérifier leur origine à partir de la région sternale maxillaire ou maxillo-labiale.

A l'examen histologique, on observe au stade 13, une paire d'invaginations, de quelques cellules seulement, située en arrière des plaques optiques, à la limite des lobes procéphaliques et du gnathos. Il est très difficile de suivre ces deux invaginations pendant l'involution de la tête. Il m'a semblé cependant que celles-ci devenaient bien les cordons cellulaires pleins auxquels se raccordent les bras antérieurs (fig. 48).

Les résultats obtenus par ablation de segments gnathaux sur un côté de l'embryon sont beaucoup plus convaincants. J'ai enlevé les demi-segments maxillaire et labial au stade bandelette embryonnaire segmentée. Chez la larve, nous pouvons reconnaître les bras antérieurs du tentorium, de chaque côté du cibarium. Du côté témoin, le bras antérieur se raccorde à la poche dorsale par l'intermédiaire d'un cordon

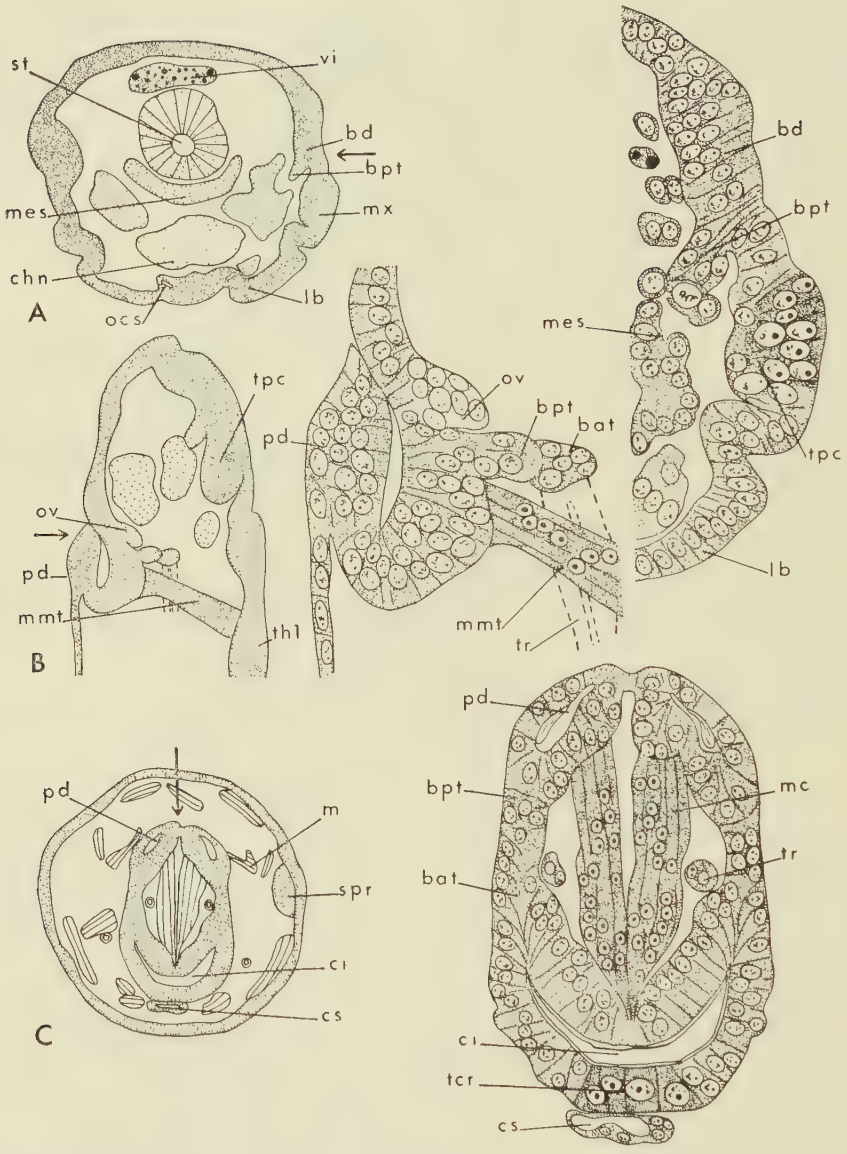


FIG. 48. — Bras postérieurs du tentorium. — A : coupe transversale chez un embryon au stade 13. — B : coupe parasagittale chez un embryon entre les stades 16 et 17. — C : coupe transversale d'une larve à l'éclosion. — A droite, dessin agrandi (G × 420) de la partie indiquée par une flèche sur le schéma de la coupe (G × 170).

bat, bras antérieur du tentorium ; *bd*, bourrelet dorsal ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *ci*, cibarium ; *cs*, canal salivaire ; *lb*, segment labial ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *mes*, mésoderme ; *mmt*, muscle moteur de la tête ; *mx*, segment maxillaire ; *ocs*, débouché du canal salivaire ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *th 1*, segment prothoracique ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée ; *vi*, vitellus.

de quelques cellules. Du côté opéré, il a acquis son aspect caractéristique, mais son extrémité distale, libre de toute attache, n'est pas reliée à la poche dorsale par une bande de cellules. Suivant les individus, le bras antérieur est soit perpendiculaire au plan sagittal du corps, soit recourbé normalement vers le dos (fig. 44, Pl. III, 1-2).

A priori on pourrait objecter que l'opération amène des perturbations dans les mouvements de la céphalogenèse et empêche ainsi le raccord entre deux régions d'origine différente. Mais l'on peut constater l'absence de bras postérieur et la présence d'un bras antérieur qui se termine librement du côté opéré, même lorsque les deux moitiés droite et gauche de la poche dorsale sont tout à fait symétriques, ce que l'on peut notamment déduire de l'emplacement des organes visuels.

La larve de *Calliphora* possède donc deux bras postérieurs du tentorium, mais ces bras sont très rudimentaires. Suivant les Insectes, les bras postérieurs se forment, soit dans le segment maxillaire, soit dans la région intersegmentaire qui sépare le segment maxillaire du segment labial. Chez *Calliphora*, les quelques ablations électives de demi-segment maxillaire ou de demi-segment labial que j'ai pu réussir m'ont montré que les bras postérieurs du tentorium doivent s'ébaucher dans la région intersegmentaire maxillo-labiale. Leur invagination doit entraîner quelques cellules du segment maxillaire. En effet, j'ai obtenu un cas particulièrement intéressant en enlevant un demi-segment maxillaire chez l'embryon. Chez la larve opérée, le bras antérieur se raccordait à la poche dorsale par un cordon de cellules anormalement mince (fig. 49).

Il est vraisemblable qu'une interattraction joue un rôle dans la rencontre des bras antérieurs et des bras postérieurs du tentorium, mais elle reste à démontrer.

C. — Résumé et conclusion.

J'ai d'abord observé l'évolution des lobes procéphaliques et celle du clypéo-labre avant l'involution de la tête. J'ai montré que la capsule céphalique se forme chez *Calliphora* suivant les mêmes modalités que chez les autres Insectes. Les lobes optiques se développent à partir de deux invaginations de la paroi des lobes procéphaliques. Ce mode de formation, indiqué succinctement par Poulson (in Demerec 1950) pour *Drosophila*, existe chez les Hyménoptères et chez les Coléoptères. Tiegs et

Murray (1938) l'ont signalé pour *Calandra oryzae*. Chez l'embryon de *Calliphora* les plaques optiques ont une taille réduite ; elles évoluent en deux organes visuels rudimentaires. Ceux-ci avaient été découverts chez la larve de *Musca domestica* (Bolwig, 1945), mais leur origine embryologique n'était pas encore connue.

Lors de l'involution de la tête, j'ai observé le repli dorsal dès son apparition. J'ai suivi la formation de la poche dorsale qui débouche dans

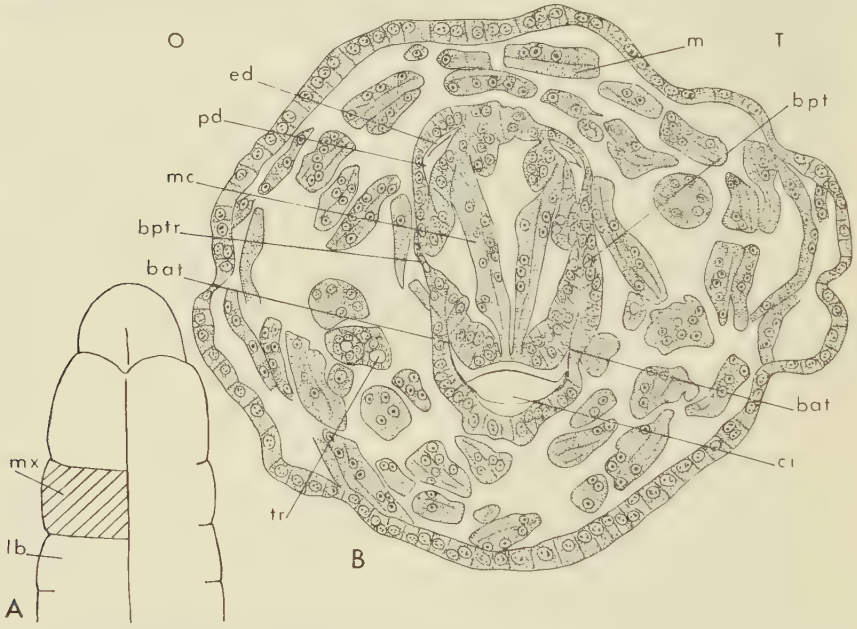


Fig. 49. — Ablation du demi-segment maxillaire droit.

A : schéma de l'opération (la partie enlevée est hachurée) (G × 80). — B : Coupe transversale d'un opéré à l'éclosion (G × 320).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *bat*, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *bptr*, bras postérieur rudimentaire ; *ci*, cibarium ; *ed*, épine dorsale ; *lb*, segment labial ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *mx*, segment maxillaire ; *pd*, poche dorsale ; *tr*, trachée.

la cavité atriale de la larve. Cela m'a permis de montrer que cette poche est constituée non seulement par le clypéo-labre, mais aussi par toute la capsule céphalique (à l'exception des organes sensoriels antennaires).

L'étude embryologique des muscles qui s'insèrent sur la poche dorsale m'a amenée à les interpréter comme des muscles moteurs de la tête. L'observation de l'involution de la tête dès l'apparition du repli dorsal m'a permis de constater la formation très latérale du repli dorsal, contre le gnathos. Par suite de cette proximité un peu de territoire maxillo-labial, avec les ébauches présomptives des bras postérieurs du tentorium,

est entraîné dans le repli dorsal et participe à l'édification de la poche dorsale.

L'origine uniquement céphalique de la poche dorsale a été souvent contestée. Pour Ludwig (1949) en particulier, le repli dorsal est thoracique, ce qui implique une participation du prothorax à la formation de la poche dorsale. Cependant, pour des raisons théoriques, Snodgrass (1953) pensait plutôt à une origine céphalique du repli dorsal. Mes résultats prouvent cette origine.

A ma connaissance, l'existence du tentorium n'était pas signalée chez la larve de *Calliphora*. Chez l'embryon, les ébauches des bras antérieurs du tentorium sont très développées. Les bras postérieurs sont en revanche très rudimentaires. Ceci paraît correspondre à la manifestation d'une tendance signalée par Cook (1949) chez certaines larves de Nématocères et de Brachycères Orthorrhaphes. Les bras postérieurs peuvent même disparaître. Ainsi, chez les larves de Rhagionides étudiées par Tsacas (1961), seuls les bras antérieurs sont présents. J'ai montré comment les ébauches tentoriales se mettent en place pendant l'involution de la tête et comment elles réunissent le cibarium à la poche dorsale.

Chapitre V.

LA CÉPHALOGENÈSE CHEZ CALLIPHORA : ESSAI DE SYNTHÈSE

Pour comprendre la céphalogenèse, encore mal connue chez *Calliphora*, j'ai dû associer à l'observation vitale du développement, des recherches histologiques approfondies et des expériences microchirurgicales. Par suite de la complexité des mouvements morphogénétiques, j'ai exposé séparément les résultats acquis pour chacun des éléments de la partie antérieure de la larve. Je vais, maintenant essayer de donner une vue d'ensemble de la céphalogenèse, telle que je la conçois au terme de cette étude embryologique.

On insiste généralement sur les particularités de la céphalogenèse qui modifient l'anatomie de la larve des Diptères supérieurs. Cependant,

l'analogie de la céphalogenèse de *Calliphora* avec celle des autres Insectes, pendant toute une partie du développement, est frappante. Cela ressort d'ailleurs de l'étude remarquable de Weismann (1864) ou de certains dessins donnés par Breuning (1957).

Chez *Calliphora*, la bandelette embryonnaire allongée, non segmentée, qui apparaît après la gastrulation, est comparable à celle que l'on observe chez de nombreux Insectes. En avant de l'invagination stomodéale, un lobe dorsal se développe, très vraisemblablement par une migration de matériel, comparable à celle qui aboutit à la formation de l'ébauche labrale chez *Leptinotarsa* (Haget, 1955). Ce lobe dorsal de la jeune bandelette embryonnaire comprend à la fois l'ébauche du clypéo-labre et la paroi dorsale du stomodeum.

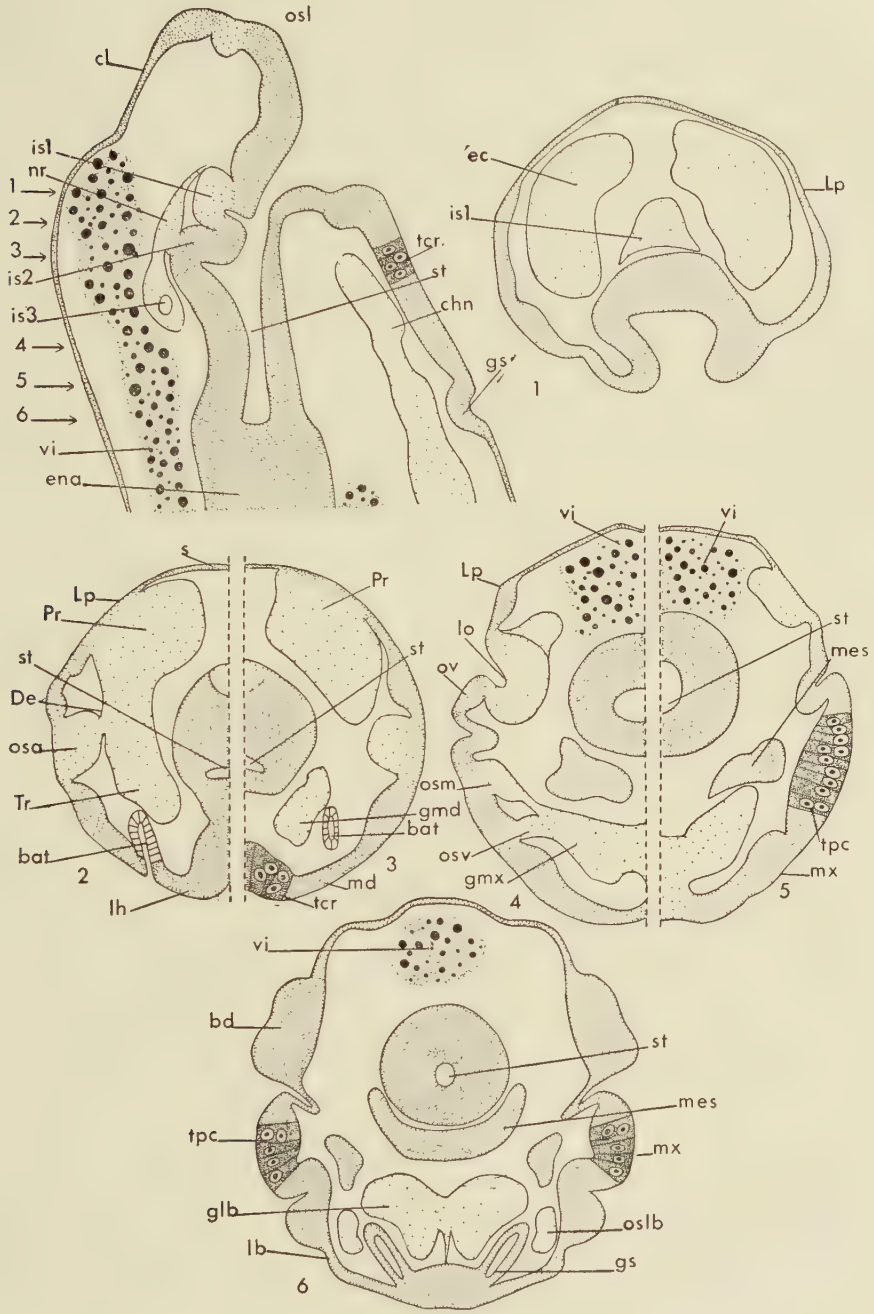
La bandelette embryonnaire se segmente progressivement. Les segments maxillaire, puis labial et mandibulaire s'individualisent. Lorsque ces trois segments gnathaux sont délimités, on peut distinguer les ébauches du jabot et du système nerveux stomatogastrique sur la paroi dorsale du stomodeum, qui n'est pas encore complètement invaginée. Les ébauches du système nerveux stomatogastrique sont donc précoces chez l'embryon de *Calliphora*. Au nombre de deux, elles sont remarquables par leur taille. Par la suite, elles se sépareront de la paroi stomodéale, en deux vésicules importantes. Ces dernières édifieront, avec quelques cellules nerveuses de la paroi du jabot, l'ensemble du système sympathique.

L'ébauche céphalique de la bandelette embryonnaire segmentée est tout à fait typique. Je la décrirai telle qu'elle se présente au stade 12 en indiquant, pour chaque ébauche ou territoire présomptif, l'emplacement observé lors d'examens histologiques ou déduit d'après les résultats expérimentaux (fig. 50).

Le gnathos possède des appendices maxillaires et labiaux bien développés. L'ébauche de la mâchoire a une forme vaguement bilobée, mais sans qu'apparaisse toutefois de palpe maxillaire. A l'extrémité distale

Fig. 50. — Ébauche céphalique d'un embryon au stade 12. Coupes sagittale et transversales (passant aux niveaux indiqués par des numéros). Comparer avec les figures 8, 9, 19, 25, 34 (G × 210).

bat, bras antérieur du tentorium ; *bd*, bourrelet dorsal ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *cl*, clypéolabre ; *De*, deutocerebron ; *ec*, ébauche du cerveau ; *ena*, ébauche endodermique antérieure ; *glb*, *gmd*, *gmx*, ganglions labial, mandibulaire, maxillaire ; *gs*, invagination des glandes salivaires ; *is 1 is 2*, *is 3*, 1re, 2e, 3e invaginations stomodéales ; *lb*, segment labial ; *lh*, lobe hypopharyngien ; *lo*, ébauche du lobe optique ; *Lp*, lobe procéphalique ; *md*, segment mandibulaire ; *mes*, mésoderme ; *mx*, segment maxillaire ; *nr*, nerf récurrent ; *osa*, *osl*, *oslb*, *osm*, *osv*, organes sensoriels antennaire, labral, labial, maxillaire, ventral ; *ov*, organe visuel (plaque optique) ; *Pr*, protocerebron ; *ter*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *s*, séreuse ; *st*, stomodeum ; *Tr*, tritocerebron ; *vi*, vitellus.


osl
cL
isl
nr
1
2
3
is2
is3
4
5
6
vi
ena
tcr.
st
chn
gs
ec
Lp
isl
1
s
Lp
Pr
Pr
st
st
De
osa
Tr
bat
2
lh
tcr
md
3
vi
vi
Lp
lo
ov
st
mes
osm
gmd
bat
osv
gmx
4
tpc
mx
5
vi
bd
st
mes
tpc
mx
glb
oslb
lb
gs
6

de la mâchoire, les cellules du territoire présomptif des pseudotrachées et du crochet buccal se reconnaissent par leur taille et leurs noyaux dotés d'un nucléole volumineux. L'ébauche présomptive du crochet est plus proche du plan sagittal que celle des pseudotrachées ; elle est placée dans le prolongement de la limite latérale du segment mandibulaire. Sur chaque paire d'appendices apparaissent des épaississements de la paroi : ce sont les ébauches d'organes sensoriels. Les invaginations des glandes salivaires, repérables dès le stade 10 à la base des appendices labiaux, se sont rapprochées du plan sagittal et ont fusionné.

Bien que Weismann (1864) ait indiqué d'après ses observations sur le germe vivant, la présence de mandibules plus petites que les mâchoires [1], un examen attentif des coupes histologiques m'a montré l'absence de toute ébauche d'appendice sur le segment mandibulaire qui diffère donc des deux autres segments gnathaux à la fois par sa taille réduite et par l'absence d'ébauches appendiculaires. J'ai montré que le territoire présomptif des crêtes pharyngiennes de la larve appartient à la région sternale mandibulaire.

Deux lobes (que Breuning nomme « *Lippenwülste* ») bordent l'ouverture stomodéale. Butt (1960, p. 81) les compare « à la région sternale mandibulaire qui dans les œufs plus primitifs, forme l'hypopharynx ». Ces deux lobes m'ont paru être plutôt l'équivalent de deux lobes hypopharyngiens, compte tenu de leur position et de leur délimitation plus tardive que celle du segment mandibulaire.

Les bras antérieurs du tentorium s'invaginent un peu en avant du segment mandibulaire, à la limite des lobes hypopharyngiens et des lobes procéphaliques. A ma connaissance, ces ébauches n'avaient pas encore été décrites chez *Calliphora*. Elles ont rapidement un grand développement et forment deux tubes à parois minces, qui se dirigent vers l'arrière de la tête. Les ébauches des bras postérieurs apparaîtront plus tard et resteront très réduites.

Toute la paroi dorsale du stomodeum s'est invaginée. Le lobe dorsal (« Vorderkopf » de Breuning) qui surplombe la bouche, représente alors l'ébauche du clypéo-labre, comme le montrera son développement ultérieur. Il ne correspond donc pas exactement au labre des Hyménoptères, comme semble l'interpréter Butt (1960) dans sa mise au point sur le développement de la tête des Arthropodes.

1. Voir Weismann (1864), Pl. VI, fig. 91.

Les lobes procéphaliques de *Calliphora* occupent sur le germe une position latéro-dorsale. Ils ont subi, par rapport aux lobes procéphaliques des Orthoptères par exemple, le même mouvement de bascule que celui décrit par Tiegs et Murray (1938) chez *Calandra oryzae*. Ce mouvement a ramené vers l'arrière, en position postérieure, leurs bords latéraux ainsi que les ébauches des lobes optiques. Chacune de ces dernières apparaît comme une invagination de la paroi céphalique, sur le côté du germe. Près de chaque lobe se différencie une plaque optique, réduite à quelques cellules seulement. Les ébauches des antennes ne sont pas visibles à l'examen vital ; elles sont limitées à deux épaississements de la paroi, qui évolueront ultérieurement en deux organes sensoriels. Les lobes procéphaliques de l'embryon de *Calliphora* sont donc, eux aussi, tout à fait typiques. Leur seule particularité remarquable me semble être la possession d'un bourrelet dorsal. C'est sur ce bourrelet d'origine procéphalique et qui correspond à la région post-occipitale, que s'inséreront plus tard les muscles moteurs de la tête.

L'évolution de cette ébauche céphalique ne présente d'abord aucune originalité. Comme chez les autres Insectes, on observe un tassement du gnathos et des déplacements des divers appendices. La similitude de ces déplacements avec ceux décrits chez divers Insectes est frappante pour les appendices maxillaires et labiaux. Par suite de l'absence de mandibules chez *Calliphora*, il est difficile de voir si les mouvements observés au niveau du segment mandibulaire sont typiques. Chez *Calliphora*, nous décelons, comme chez les autres Insectes, des mouvements d'invagination qui aboutissent à la formation d'un hypopharynx. J'ai montré comment les lobes hypopharyngiens, la région sternale mandibulaire et le territoire présomptif des crêtes pharyngiennes pénètrent à l'intérieur de la cavité buccale et forment le plancher du cibarium.

En même temps, la capsule céphalique se ferme dorsalement. Des changements topographiques comparables à ceux déjà décrits chez d'autres Insectes amènent le tritocerebron tout à fait à l'avant du cerveau.

Ainsi, nous retrouvons chez l'embryon de *Calliphora*, au stade 15, l'anatomie typique de la tête de l'Insecte. La capsule céphalique presque refermée dorsalement est de taille importante. Dans sa région post-occipitale s'insèrent les muscles moteurs de la tête. Deux ébauches d'organes visuels sont présentes (fig. 51). Toutefois, les organes sensoriels antennaires ont un emplacement atypique sur cette ébauche céphalique.

Étant donné que leurs mouvements étaient étroitement liés aux déplacements du cerveau, ils ont été amenés à s'intégrer au territoire maxillaire.

Le gnathos délimite avec le labre une cavité préorale dans laquelle débouche le cibarium. Des muscles cibariaux importants s'attachent à la paroi épipharyngienne du clypéo-labre (fig. 51).

Le tentorium est bien développé. Les bras antérieurs, très longs, traversent presque toute la tête et rejoignent les bras postérieurs d'origine maxillo-labiale. Des muscles labiaux et maxillaires s'accrochent sur les bras antérieurs. En général, chez les Insectes, le territoire qui supporte les bras antérieurs reste externe. Chez *Calliphora*, en revanche, il a pénétré à l'intérieur du germe en même temps que la région hypopharyngienne, si bien que les bras antérieurs s'attachent désormais au cibarium (fig. 51). Ce processus n'est certainement pas particulier à *Calliphora*. Il doit exister également chez certains Brachycères Orthorrhaphes. Diverses larves de Thérévides, de Tabanides (Cook, 1949), de Rhagionides (*Chrysopilus* décrit par Tsacas en 1961), ont un tentorium qui présente la même disposition que celui de l'embryon de *Calliphora* au stade 15. Chez ces larves, les bâtonnets tentoriaux sont soudés aux phragmes paraclypéaux logés en partie dans le cibarium.

« L'involution de la tête » qui commence au stade 16, modifie complètement l'anatomie céphalique de *Calliphora*. Elle se manifeste par une exagération des mouvements du gnathos vers l'avant : une grande partie du labium s'invagine à l'intérieur de la cavité préorale, repoussant vers l'arrière le cibarium. Toute la partie du gnathos restée externe forme une paire de lobes antérieurs qui viennent se placer tout à fait à l'avant de l'embryon. Ces deux lobes antérieurs fusionnent, ensuite, délimitant une cavité préorale à parois soudées, telle qu'on la rencontre dans divers ordres d'Insectes. La paroi externe de cette cavité préorale semble formée en majeure partie par le segment maxillaire. Le segment mandibulaire tapisserait l'intérieur de la cavité. Il ne s'invagine pas avec l'hypopharynx comme le pensait Weismann. J'ai montré comment les territoires présomptifs des pseudotrachées et des crochets buccaux, d'origine maxillaire, se placent de chaque côté de l'ouverture atriale. Les organes sensoriels maxillaires, suivis dans leur déplacement par les organes sensoriels antennaires, deviennent tout à fait antérieurs.

« L'involution de la tête » se manifeste également par l'apparition d'un repli de chaque côté de l'embryon, dans la masse même du bourrelet

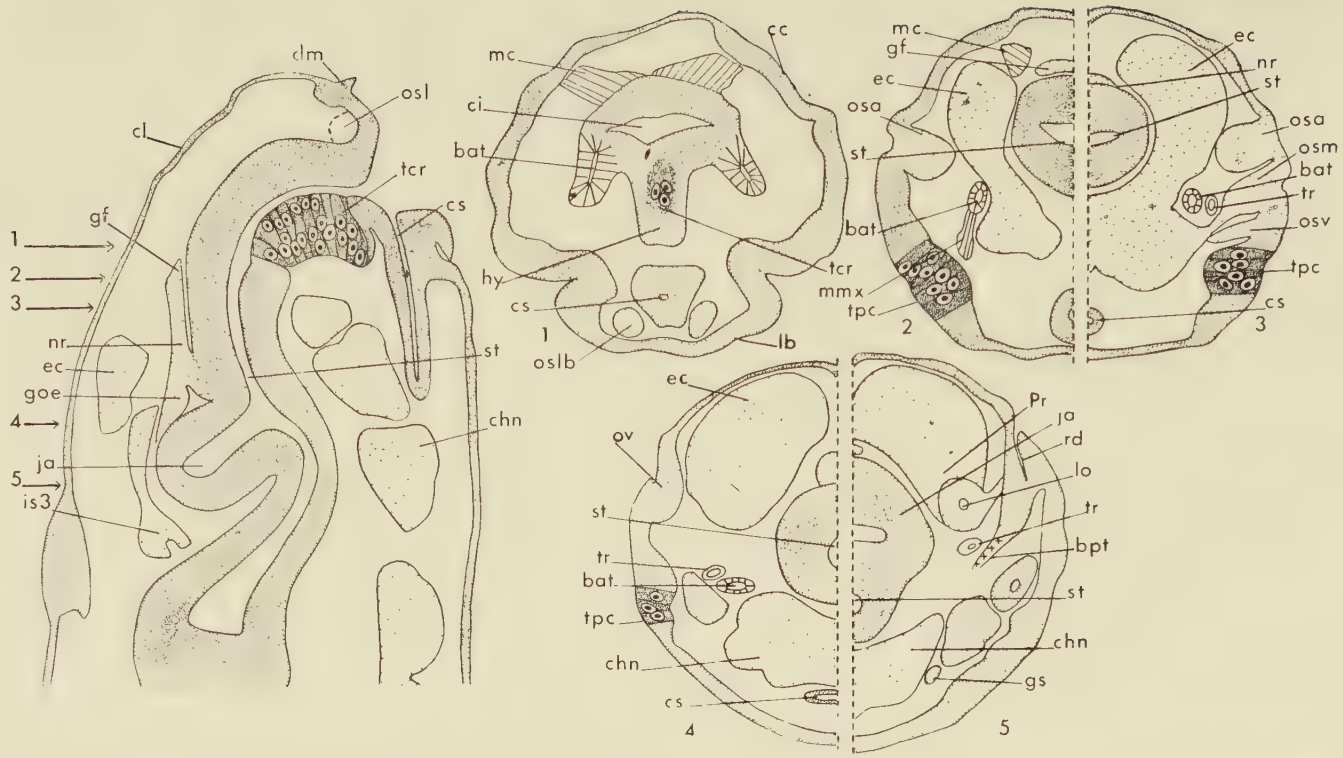


FIG. 51. — Ébauche céphalique d'un embryon au stade 16, au moment de l'apparition du repli dorsal. Coupes sagittale et transversales (passant aux niveaux indiqués par des numéros). Comparer avec la figure 22 (G × 210).

bat, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *cc*, capsule céphalique ; *chn*, chaîne nerveuse ventrale ; *ci*, cibarium ; *cl*, clypéolabre ; *cs*, canal salivaire ; *dm*, dent médiane ; *ec*, ébauche du cerveau ; *gf*, ganglion frontal ; *goe*, ganglion œsophagien ; *hy*, territoire hypopharyngien ; *is 3*, ébauche postérieure du système nerveux stomatogastrique ; *ja*, jabot ; *lb*, labium ; *lo*, lobe optique ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmx*, muscle maxillaire ; *nr*, nerf récurrent ; *osa*, *osl*, *oslb*, *osm*, *osv*, organes sensoriels antennaire, labral, labial, maxillaire, ventral ; *ov*, organe visuel ; *Pr*, protocerebron ; *rd*, repli dorsal ; *st*, stomodeum ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée.

dorsal, donc dans la région post-occipitale. Ces deux replis s'accroissent aux dépens de la capsule céphalique, tout en entraînant un peu de territoire maxillo-labial et en particulier les ébauches des bras postérieurs du tentorium. Ils fusionnent en un repli unique. Celui-ci avance très rapidement vers l'extrémité antérieure du germe masquant progressivement à l'observateur la capsule céphalique et le clypéo-labre. Vers la fin de l'involution de la tête, le repli dorsal, les lobes antérieurs et le labium effectuent un même mouvement : translation vers l'avant et invagination. Il se forme alors une poche dorsale, qui communique largement avec la cavité préorale. Comme je l'ai démontré par une étude des insertions musculaires, cette poche située au-dessus du cibarium est d'origine purement céphalique. Elle est formée par le clypéo-labre, la capsule céphalique, à l'exception des organes sensoriels antennaires et par une petite région maxillo-labiale. Cette dernière est repérable grâce au tentorium qui relie désormais la poche dorsale au cibarium. Le clypéo-labre est reconnaisable aux insertions des muscles cibariaux. Les mouvements du repli dorsal étant très complexes, les différents constituants de la capsule céphalique ont une répartition entièrement nouvelle à l'intérieur de la poche dorsale. Les positions respectives des organes visuels et des insertions des muscles moteurs de la tête le démontrent nettement.

L'anatomie de la région antérieure de la larve peut être interprétée d'une manière satisfaisante (fig. 52). Le thorax ne participe en aucune façon à l'édification de l'extrémité antérieure de la tête. Celle-ci représente une véritable cavité préorale formée essentiellement par les ébauches appendiculaires des segments maxillaire et labial. Les deux crochets buccaux et les pseudotrachées sont d'origine maxillaire. Le segment mandibulaire qui ne présente pas d'ébauches de mandibules chez l'embryon, tapisse sans doute la paroi interne de la cavité. Il ne forme aucune structure particulière.

Dans cette cavité préorale débouche le cibarium. Sa paroi dorsale est bien d'origine épipharyngienne. Sa paroi ventrale est formée, comme je l'ai montré, par les lobes hypopharyngiens et la région sternale mandibulaire. L'emplacement des bras antérieurs du tentorium marque la limite entre le plancher cibarial et la paroi stomodéale. Le tentorium, très comparable avant « l'involution de la tête » au tentorium de certaines larves de Brachycères Orthorrhaphes, n'est représenté chez l'asticot que par deux bandes cellulaires réunissant le cibarium à la poche dorsale. Par suite de cette modification qui le rend méconnaissable lors

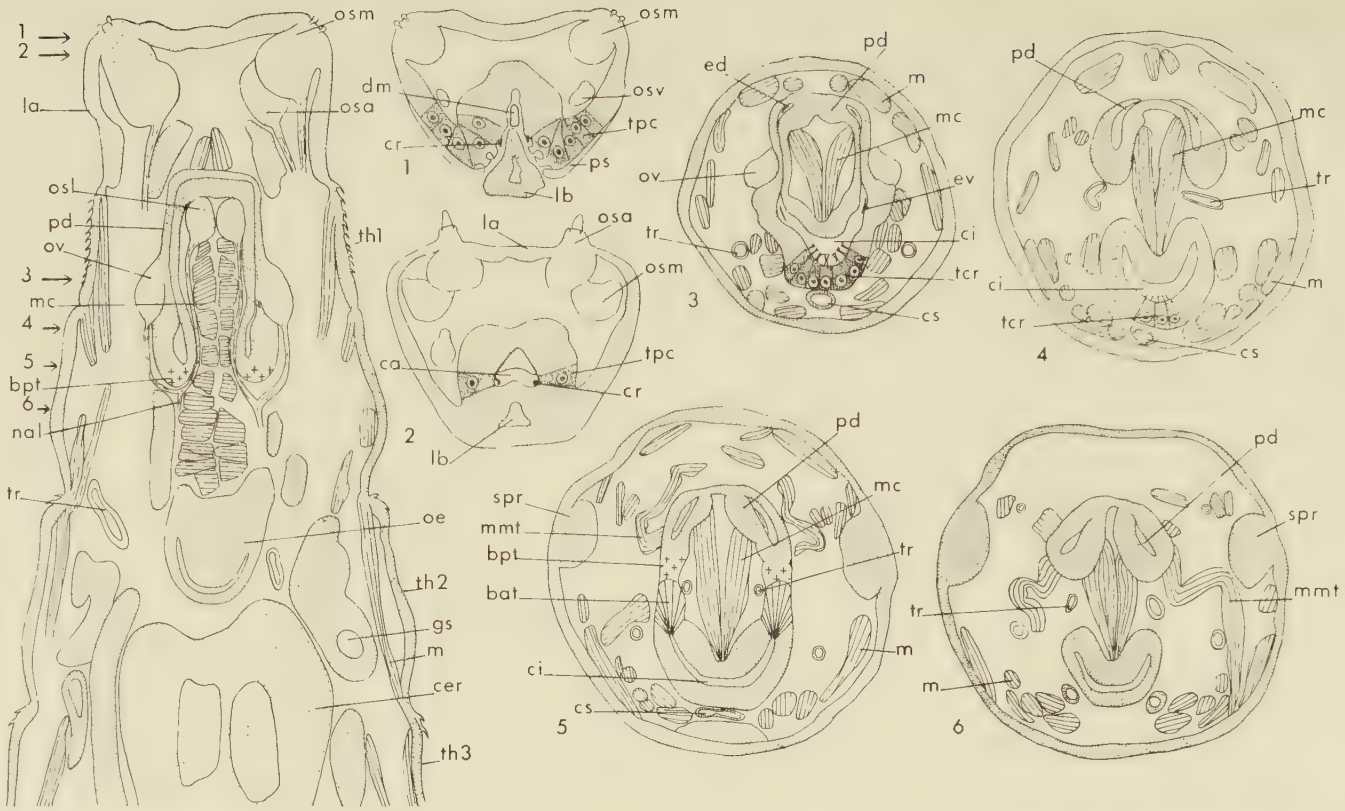


FIG. 52. — Structures céphaliques chez la larve à l'éclosion. Coupes frontale et transversales (passant aux niveaux indiqués par des numéros). Comparer avec les figures 30, 39, 43 et 48 (G × 210).

bat, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *ca*, cavité atriale ; *cer*, cerveau ; *ci*, cibarium ; *cr*, crochet buccal ; *cs*, canal salivaire ; *dm*, dent médiane ; *ed*, épine dorsale ; *ev*, épine ventrale ; *la*, lobe antérieur ; *lb*, labium ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *nal*, nerf antenno-labral ; *œ*, œsophage ; *osa*, *osl*, *osm*, *osv*, organes sensoriels antennaire, labral, maxillaire, ventral ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *ps*, pseudotrachée ; *spr*, ébauche du stigmate prothoracique ; *th 1*, *th 2*, *th 3*, segments pro — méso — et métathoracique ; *tcr*, territoire des crêtes pharyngiennes ; *tpc*, territoire « pseudotrachée-crochet » ; *tr*, trachée.

d'une étude anatomique, le tentorium n'avait pas encore été identifié comme tel.

Comme nous l'avons déjà dit, toute la capsule céphalique (sauf les organes sensoriels antennaires), le clypéo-labre et une toute petite région maxillo-labiale constituent la poche dorsale qui s'ouvre dans la cavité préorale ou atriale. Les mouvements qui ont abouti à l'édification de la poche dorsale sont très complexes et ne correspondent en réalité ni à une simple rétraction, ni à une simple invagination de la tête comme on le pensait jusqu'à présent. Wahl (1914), passant en revue les divers types de poches dorsales observés chez les larves de Diptères, se demandait si la poche était primitivement paire ou impaire. Nous avons vu, au cours du développement embryonnaire de *Calliphora*, que son ébauche initiale est indiscutablement impaire. Cette ébauche se scinde plus tard en deux, sur une grande partie de sa longueur.

Dans cette étude, je n'ai considéré que l'évolution générale de la tête, sans donner d'indications sur les ébauches imaginales. En général, pour les disques imaginaux des Diptères supérieurs, on se réfère au travail de Pratt (1900). Cet auteur distinguait très précocement les diverses ébauches imaginales chez l'embryon de *Melophagus*. Cette diagnose ne m'a pas paru possible chez *Calliphora*. Même à l'éclosion de la larve, aucun caractère histologique ne permet de différencier les cellules larvaires des cellules imaginales, que ce soit au niveau de la cavité préorale ou de la poche dorsale. Je n'ai donc pu suivre la formation des deux sacs frontaux que l'on distingue vaguement, chez l'asticot qui vient d'éclore, à l'extrémité de la poche dorsale. Peut-être la répartition des futures ébauches imaginales [1] reflète-t-elle la dissociation, constatée pour la tête larvaire, des divers territoires gnathaux ou procéphaliques. Nous aurons à tenir compte de cette éventualité lorsque nous interpréterons la morphogenèse de la tête imaginale.

1. Cette répartition sera étudiée plus loin, p. 111 et p. 130.

TROISIÈME PARTIE

MORPHOGENÈSE DE LA TÊTE IMAGINALE

A la fin du XIX^e^ siècle, d'assez nombreux mémoires furent consacrés à l'étude de la métamorphose de *Calliphora*. Parmi ces travaux je citerai celui de WEISMANN (1864) qui le premier, donna une description d'ensemble du développement de la mouche bleue. VAN REES (1889) étudia à nouveau la transformation de la larve en imago. Plus tard, WAHL (1914) porta plus spécialement son attention sur la formation de la tête imaginale. Ces auteurs étudièrent en détail l'anatomie de la larve, afin de mieux comprendre les phénomènes de la métamorphose. Mais leur interprétation de la région antérieure de l'asticot manquait de solidité. De plus, leur examen du développement imaginal ne portait que sur des nymphes d'âges très espacés. Il ne permettait pas de déceler certains remaniements très rapides.

D'après les observations de ses prédécesseurs, SNODGRASS (1953) donne une interprétation de la métamorphose de la tête des mouches. Mais il n'envisage pas quel peut être le sort des structures céphaliques larvaires au cours de la métamorphose. Pourtant, si la tête larvaire n'est que partiellement visible de l'extérieur chez l'asticot, elle est restée importante et constitue toute une partie de la région antérieure de la larve.

Je décrirai d'abord les composants larvaires et imaginaux de la tête d'une larve du 3^e^ stade, tels qu'on peut les interpréter d'après l'étude embryologique exposée dans la 2^e^ partie. Ensuite, d'après des observations faites sur des nymphes d'âges très rapprochés, je montrerai quelle est l'évolution des ébauches imaginales de la tête, comment celles-ci fusionnent en une vésicule céphalique unique à l'intérieur du corps. En même temps, j'indiquerai le sort des structures céphaliques larvaires.

La vésicule céphalique imaginale, d'abord interne, se dévagine plus

tard, de façon brusque. La nymphe dite alors « phanérocéphale », possède désormais une tête externe. Cette tête diffère considérablement de celle de l'imago. Elle se modèle pendant les 3 à 4 jours qui suivent sa dévagination. Je décrirai quelques aspects de ce modelage.

Chapitre VI.

FORMATION DE LA VÉSICULE CÉPHALIQUE

A. — Le complexe céphalique chez la larve du 3e stade.

J'étudierai successivement les composants larvaires, puis les composants imaginaux de la tête chez la larve du 3e stade, un jour avant la formation du puparium.

1. — La tête larvaire.

Au cours de la céphalogenèse embryonnaire, la future tête larvaire a été profondément remaniée, mais elle est restée très développée. Cette tête a subi, au cours du 1er, du 2e et du 3e stade une croissance notable ; elle forme chez la larve du 3e stade des structures très importantes. La partie du gnathos qui délimite la cavité préorale ou atriale forme la région antérieure de l'asticot. Celle-ci nommée parfois « pseudocephalon » est plus ou moins conique ; elle est rétractile. Les organes sensoriels maxillaires et antennaires, d'une structure complexe, y font saillie tout à fait en avant. De nombreuses gouttières ou « pseudotrachées » la traversent et convergent vers l'ouverture atriale. Les deux crochets buccaux, d'origine maxillaire sont très puissants. Leurs mouvements sont assurés par des muscles importants qui s'insèrent sur le tentorium. Le cibarium ou « pharynx » débouche dans la cavité atriale. Sa paroi ventrale ou hypopharyngienne est sillonnée par des crêtes pharyngiennes saillantes qui délimitent des gouttières fermées.

Toute une partie de la tête (capsule céphalique + clypéo-labre + région maxillo-labiale avec les bras postérieurs du tentorium) devenue

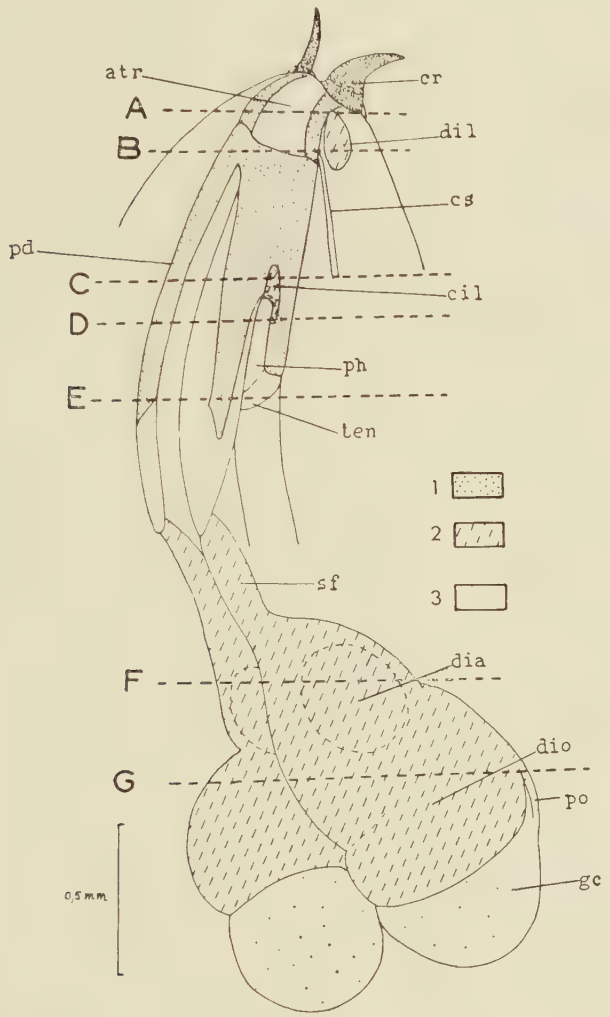


FIG. 53. — Schéma du complexe céphalique chez la larve du 3e stade de *Calliphora erythrocephala* (vue dorso-latérale).

atr, atrium ; *cr*, crochet buccal ; *cil*, cellules imaginales du clypéo-labre ; *cs*, canal salivaire ; *dia*, disque imaginal antennaire ; *dil*, disque imaginal labial ; *dio*, disque imaginal oculaire ; *gc*, cerveau ; *pd*, poche dorsale ; *ph*, pharynx ; *po*, pédoncule oculaire ; *sf*, sac frontal ; *ten*, tentorium ; *1*, squelette céphalo-pharyngien ; *2*, territoires imaginaux (cil, dil, sf) ; *3*, territoires larvaires.

interne à la fin de la céphalogenèse, constitue la poche dorsale qui part de la cavité atriale. Cette poche de grande taille a plus d'1 mm de long. Antérieurement, elle forme sur 70 μ un diverticule impair, puis elle se divise vers l'arrière en deux lobes, droit et gauche. Nous avons vu que cette division est secondaire. Sur une grande partie de leur longueur

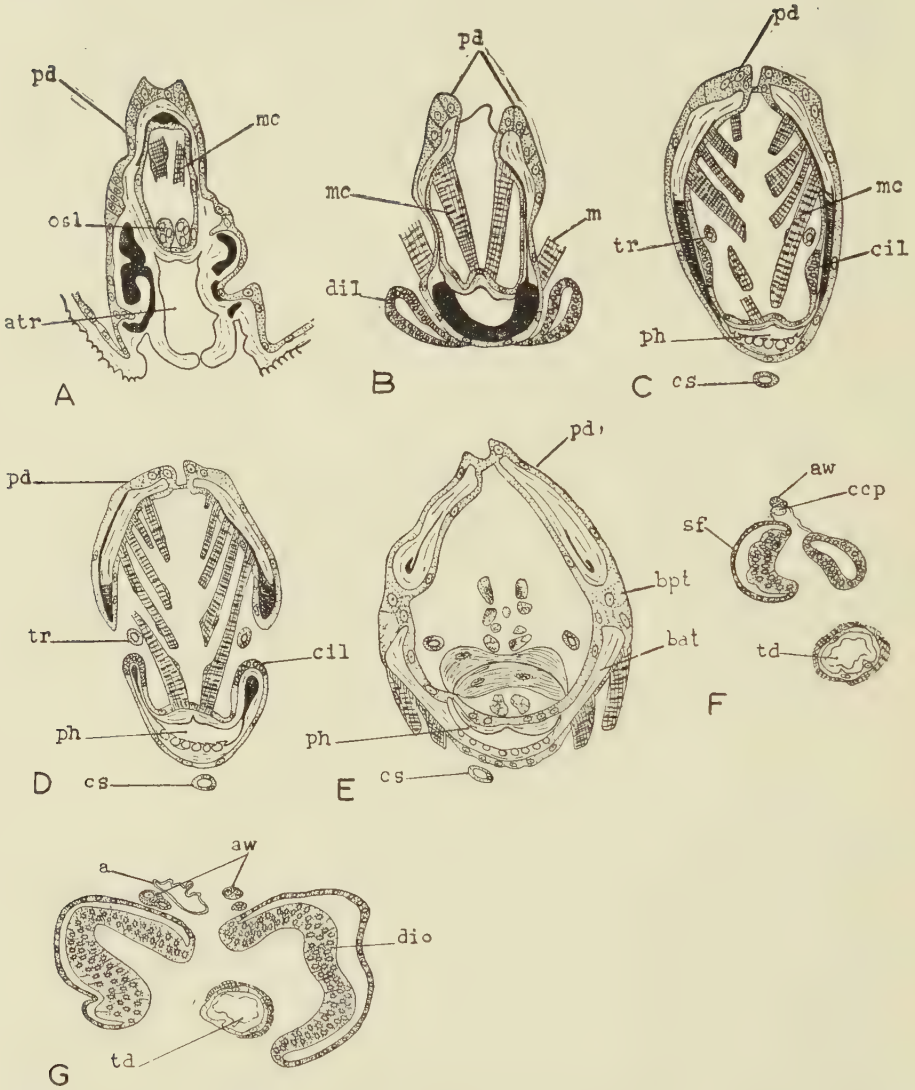


FIG. 54. — Coupes transversales passant par les différents niveaux indiqués sur la figure 53. — Seuls le complexe céphalique et le tube digestif ont été représentés. — Côté dorsal : partie supérieure du dessin (G × 70).

a, aorte ; *atr*, atrium ; *aw*, anneau de Weismann ; *bat*, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *ccp*, cordon céphalo-pharyngien ; *cil*, cellules imaginales du clypéo-labre ; *cs*, canal salivaire ; *dil*, disque imaginal labial ; *dio*, disque imaginal oculaire ; *m*, muscles ; *mc*, muscles cibariaux ; *osl*, organe sensoriel du labre ; *pd*, poche dorsale ; *ph*, pharynx (ou cibarium) ; *sf*, sac frontal ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

ces lobes sont réunis, soit par une membrane anhiste soit par un pont cellulaire, mais sans que leurs cavités fusionnent (fig. 54 B-E). Comme chez la larve à l'éclosion, la poche dorsale s'ouvre dans l'atrium, puis dans

le cibarium ou « pharynx », sur une grande partie de sa longueur (fig. 54 C). Cette communication entre poche dorsale et atrium, ou poche dorsale et « pharynx », est obstruée par le squelette céphalo-pharyngien. La poche dorsale est libre sur la moitié postérieure de sa longueur, sauf à l'emplacement du tentorium. Celui-ci unit, je l'ai déjà signalé chez l'embryon âgé, les parois de la poche dorsale et celles du cibarium ou « pharynx ». Les bras antérieurs, qui partent du cibarium, se recourbent vers le côté dorsal. Ils ont sécrété une couche cuticulaire importante, non pigmentée, qui obstrue leur cavité. Ils sont reliés aux bras postérieurs qui sont représentés par une simple bande cellulaire, de chaque côté de la poche dorsale (fig. 54 E).

Tout à fait à l'avant de la poche dorsale, nous retrouvons les deux organes sensoriels du labre déjà remarqués chez l'embryon. Les organes visuels sont situés vers l'avant des épines sécrétées par la poche dorsale.

Les parois du cibarium et de la poche dorsale ont sécrété un squelette céphalo-pharyngien particulièrement important, ce qui permet l'insertion de nombreux muscles parmi lesquels je citerai les muscles moteurs de la tête décrits chez l'embryon.

Caractères histologiques des composants céphaliques larvaires.

Les composants céphaliques larvaires présentent les mêmes caractères histologiques que le reste du corps de l'asticot. Ils sont formés de grandes cellules, à cytoplasme finement granuleux et gros noyaux ovoïdes (petit diamètre : 20 μ, grand diamètre : 40 μ). Au niveau de l'insertion des muscles, les cellules épidermiques ont le même aspect, mais elles sont moins hautes et leurs noyaux sont moins grands. Les tonofibrilles des muscles, en particulier celles des muscles cibariaux, traversent leur cytoplasme et s'arrêtent à la cuticule qui est souvent d'une grande épaisseur (fig. 55 A et 55 B). Comme dans tous les tissus larvaires des Diptères supérieurs, les cellules ne se divisent pas.

2. — Ébauches imaginales.

Les ébauches imaginales se reconnaissent par la petite taille de leurs cellules, à noyaux sphériques d'un diamètre d'environ 5 μ. Ces cellules sont très basophiles, vraisemblablement riches en ribonucléoprotéines. Elles sont hautes et étroites, si bien que leurs noyaux se répartissent en

plusieurs couches. Les mitoses, assez nombreuses, sont localisées du côté de la cavité des ébauches.

Les composants céphaliques imaginaux les plus importants sont les deux sacs frontaux droit et gauche qui partent de l'extrémité postérieure

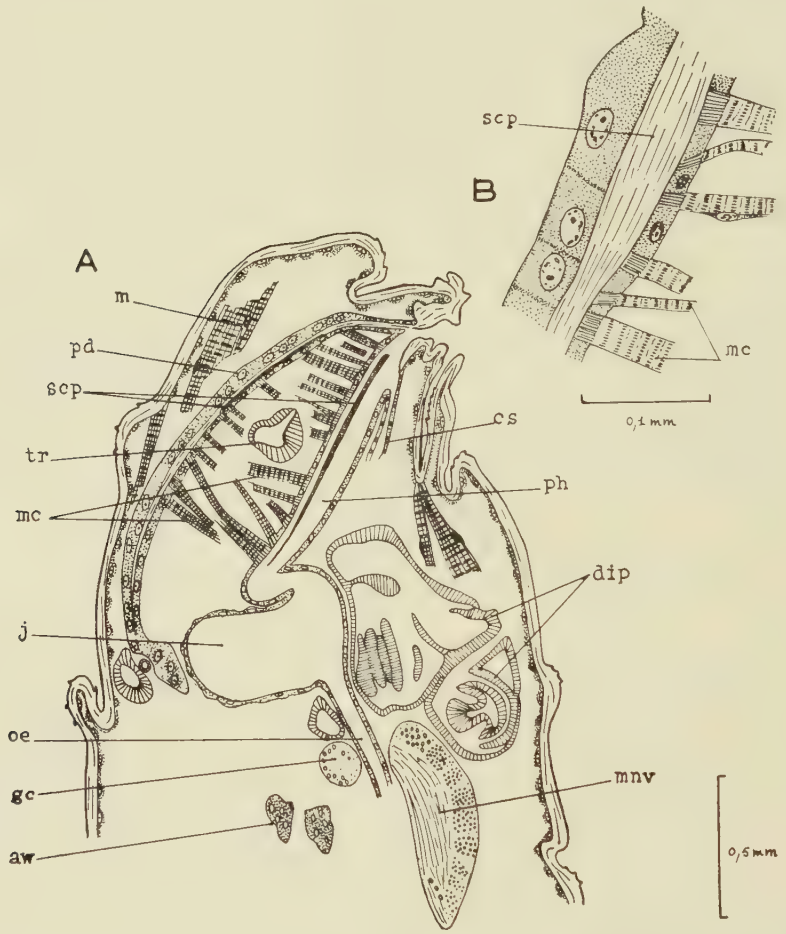


FIG. 55. — A : coupe sagittale d'une larve du 3e stade. (En hachuré : les ébauches imaginales). — B : détail de la poche dorsale.

aw, anneau de Weismann ; *cs*, canal salivaire ; *dip*, disque imaginal de patte ; *gc*, cerveau ; *j*, jabot ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *œ*, œsophage ; *pd*, poche dorsale ; *ph*, pharynx ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien ; *tr*, trachée.

de la poche dorsale. Entre eux, dans le plan sagittal de l'asticot, se trouve un prolongement impair de la poche dorsale ; c'est le « cordon céphalo-pharyngien » (LOWNE le nomme « cephalo-pharyngeal band »). Il a l'aspect d'une mince lame à gros noyaux, il se termine au niveau de la pointe

antérieure de l'anneau de Weismann (fig. 54 F). Sa signification est obscure ; il persistera pendant 15 à 20 heures après la formation du puparium, puis disparaîtra.

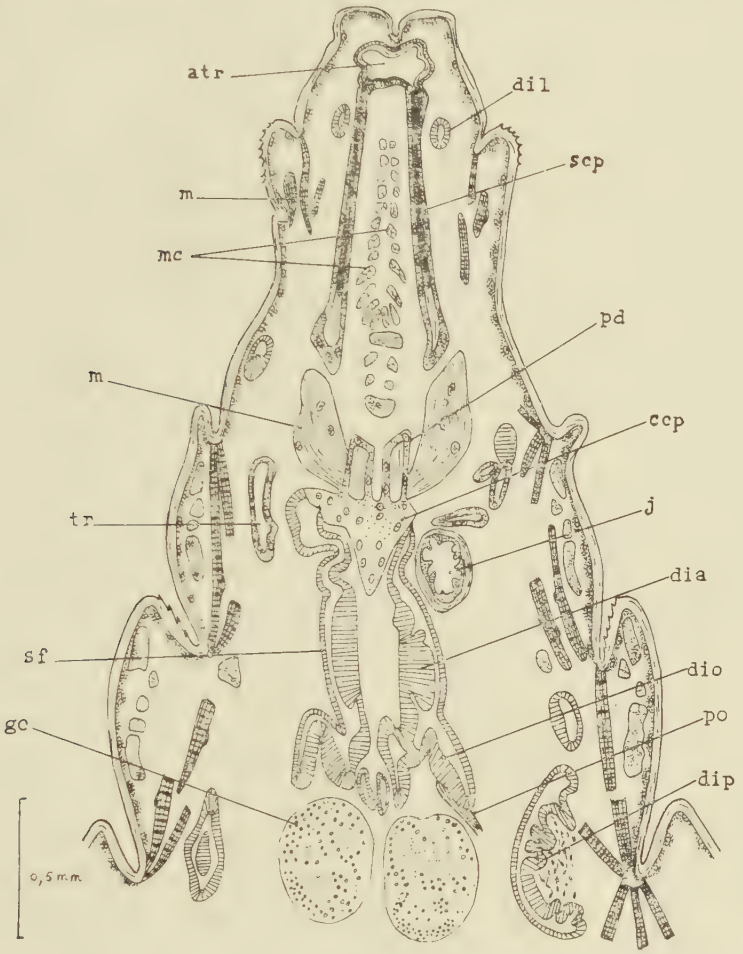


FIG. 56. — Coupe frontale d'une larve âgée du 3e stade (en hachuré : les ébauches imaginales).
atr, atrium ; *ccp*, cordon céphalo-pharyngien ; *dia*, disque imaginal antennaire ; *dil*, disque imaginal labial ; *dio*, disque imaginal oculaire ; *dip*, disque imaginal de patte ; *gc*, cerveau ; *j*, jabot ; *m*, muscle ; *mc*, muscles cibariaux ; *pd*, poche dorsale ; *po*, pédoncule oculaire ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien ; *sf*, sac frontal ; *tr*, trachée.

Le sac frontal assez étroit dans sa partie antérieure s'élargit progressivement vers l'arrière. Le disque imaginal antennaire est situé vers le milieu du sac frontal, sur la paroi ventrale. C'est un épaississement ovale, très saillant dans la cavité du sac frontal (fig. 56). Il représente l'ébauche du troisième article antennaire. A son sommet se trouve l'ébauche de

l'arista, sous forme d'un bouton. Les disques imaginaux antennaires ne reçoivent aucune innervation pendant la vie larvaire.

Le disque imaginal oculaire forme un épaississement de la paroi ventrale du sac frontal, en arrière de l'ébauche antennaire (fig. 54 G et 56). Il coiffe la partie antérieure du cerveau dorsalement et ventralement. Il est réuni au protocerebron par le pédoncule oculaire (fig. 56). On indique généralement la présence d'ébauches ommatidiennes dans le disque imaginal oculaire des larves âgées de *Drosophila*. Chez la larve de *Calliphora*, peu avant la formation du puparium, les cellules de l'ébauche oculaire paraissent souvent disposées par groupes. Il me paraît difficile d'affirmer que ces groupements cellulaires représentent les ébauches précoces des ommatidies.

Un peu en avant du niveau de séparation entre le « pharynx » (ou cibarium) et la poche dorsale, sur la paroi interne commune de ces deux organes (fig. 53 et 54 C, D cil), nous trouvons deux amas de cellules allongées et serrées les unes contre les autres. Ces cellules, à petits noyaux, ont tout à fait l'aspect de cellules imaginales.

Ces deux amas sont de faible taille ; il est parfois difficile de les distinguer avec certitude des cellules imaginales trachéennes groupées au même niveau. Ces deux îlots cellulaires m'ont paru représenter les « ébauches céphalo-pharyngiennes » mentionnées par Wahl (1914, p. 66). Wahl ne les a pas interprétés, car il n'avait pu suivre leur évolution pendant la métamorphose. D'après leur position sur le clypéo-labre de la tête larvaire et surtout d'après leur développement ultérieur, nous pouvons affirmer que ces deux îlots de cellules représentent l'ébauche paire du clypéo-labre de l'imago.

Deux disques imaginaux labiaux sont repérables sur le plancher de l'atrium, au niveau de l'ouverture du canal salivaire (fig. 53 et 54 B). Ces disques imaginaux apparaissent comme deux petites vésicules creuses appendues à la paroi atriale ; ils sont aplatis dorso-ventralement. Leurs parois sont formées de petites cellules très basophiles, ayant les mêmes caractères que celles des autres ébauches imaginales.

3. — Conclusion.

Contrairement à ce qui est généralement admis, tous les composants de la tête larvaire sont présents et forment des structures particulièrement développées chez l'asticot du 3e stade.

Les ébauches imaginales sont décelables sous forme d'îlots ou de disques à différents niveaux de la tête larvaire : disques imaginaux labiaux, sacs frontaux et ébauche paire du clypéo-labre.

Les composants larvaires et les composants imaginaux de la tête présentent des différences histologiques remarquables : Les cellules imaginales sont petites, très basophiles et leur activité mitotique est importante. L'épiderme de la tête larvaire, en particulier celui de la poche dorsale, est formé de grandes cellules et nous n'y trouvons pas de mitoses. Ce sont là les différences déjà mises en évidence par Pérez (1910) entre l'épiderme larvaire et les histoblastes imaginaux du thorax et de l'abdomen. De son côté Snodgrass (1924) remarquait à propos de *Rhagoletis pomonella* : le revêtement des sacs frontaux, comme celui des sacs péripodiaux des disques imaginaux des pattes ou des ailes, ne subit pas de mue pendant la vie larvaire. Au contraire, le squelette céphalo-pharyngien sécrété par les parois du pharynx et de la poche dorsale est rejeté à chaque mue.

B. — Formation de la vésicule céphalique chez la « pupe » cryptocéphale.

Peu après la formation du puparium, le complexe céphalique subit des remaniements : les divers composants de la tête imaginale fusionnent en une vésicule céphalique. Celle-ci, par simple dévagination, formera la tête de la nymphe.

Nous étudierons successivement l'évolution de la poche dorsale et des sacs frontaux, puis celle des cellules imaginales du clypéo-labre et finalement celle des disques imaginaux labiaux.

1. — Poche dorsale et sacs frontaux.

Pendant les 12 premières heures qui suivent la formation du puparium, les parois des sacs frontaux émigrent vers l'avant et remplacent la poche dorsale au fur et à mesure que cette dernière subit une histolyse.

Je décrirai d'abord, la dégénérescence des cellules de la poche dorsale et leur remplacement par celles des sacs frontaux. Ces processus commencent dans la portion distale de la poche dorsale, puis s'étendent progressivement vers l'atrium. J'indiquerai ensuite les modifications anatomiques qui en découlent.

a. — *Histolyse de la poche dorsale ; remplacement de la poche par les cellules imaginales des sacs frontaux.*

Des « sphères de granules » apparaissent en grand nombre au voisinage des parois de la poche dorsale, puis elles s'y infiltrent. En même temps, les cellules de la poche montrent des signes de dégénérescence : la chromatine de leurs noyaux s'agglomère en amas irréguliers. A certains niveaux, les cellules sont peu à peu résorbées sur place. La paroi de la poche dorsale devient alors très mince et étirée ; les noyaux prennent une forme allongée (fig. 57 A). Ailleurs, les cellules sont disloquées et rejetées dans la cavité générale (fig. 57 B).

Les cellules des sacs frontaux remplacent celles de la poche dorsale, à mesure que ces dernières dégénèrent. Une multiplication de cellules ne paraît pas intervenir dans la progression des sacs frontaux vers l'extrémité antérieure de l'animal. En effet, nous ne trouvons pas de mitoses dans la partie tout à fait proximale des sacs frontaux ; elles restent localisées dans les parties épaissies des parois qui forment les disques antennaires et oculaires. La progression des sacs frontaux semble se faire uniquement par étirement de ses cellules les plus antérieures. Jusqu'alors allongées et tassées, avec leurs noyaux répartis en plusieurs couches, les cellules diminuent de hauteur tandis qu'elles s'étirent suivant l'axe antéro-postérieur de l'animal. La distance séparant deux noyaux successifs sur une coupe peut être alors de 70 à 100 μ (fig. 57 B).

Les cellules imaginales tendent à glisser le long de la paroi interne de la poche dorsale si bien qu'on observe souvent un chevauchement des éléments larvaires et imaginaux (fig. 57 B).

Le remplacement de la paroi de la poche dorsale par les cellules du sac frontal se fait progressivement d'arrière en avant. Les différentes étapes de ce processus peuvent être suivies sur une même coupe, le long de la poche dorsale. Cependant, au niveau des insertions des muscles cibariaux, l'histolyse des cellules épidermiques se fait avec un certain retard.

b. — *Modifications anatomiques.*

Le remplacement de la poche dorsale par les sacs frontaux entraîne des modifications importantes dans l'anatomie de la région antérieure de l'animal. Les sacs frontaux se rapprochent des autres ébauches imaginales de la tête ; en même temps, ils fusionnent entre eux.

Les phénomènes d'histolyse commencent dans la partie postérieure de la poche dorsale, peu après la formation du puparium. Pendant les 6 premières heures de la « pupaison », les cellules imaginales des sacs frontaux émigrent vers l'avant, mais uniquement le long des bords laté-

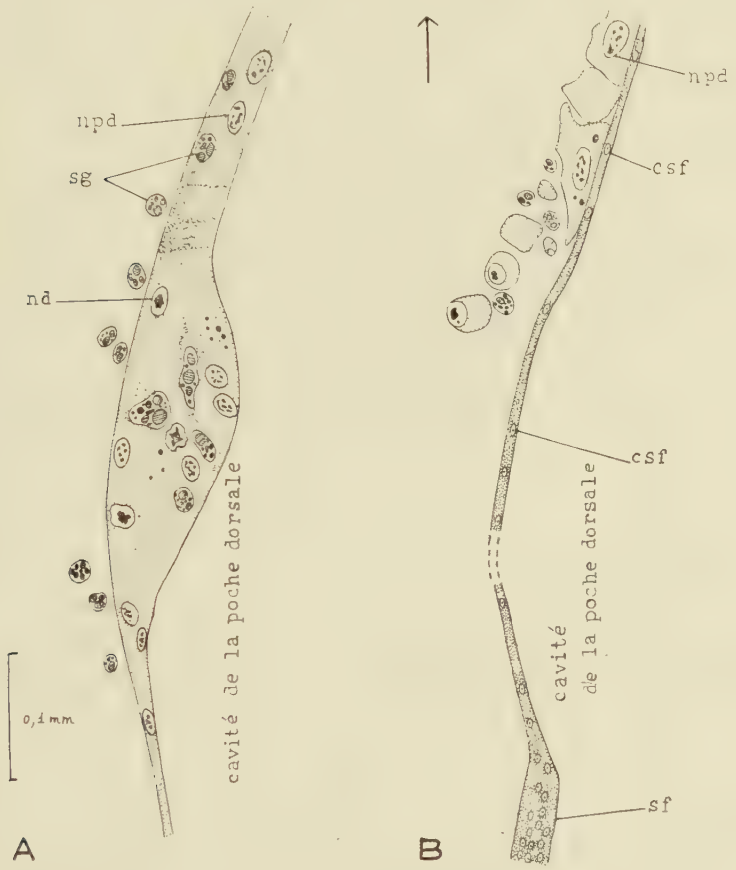


FIG. 57. — Remplacement des cellules de la tête larvaire par des cellules imaginales.

A : Histolyse des cellules de la poche dorsale. — B : Remplacement des cellules de la poche dorsale par celles des sacs frontaux.

csf, cellule du sac frontal ; *nd*, noyau en dégénérescence ; *npd*, noyau de la poche dorsale ; *sf*, sac frontal ; *sg*, sphère de granules (la flèche indique l'axe antéro-postérieur de l'animal).

raux de la poche dorsale. Médianement, les cellules de la poche dorsale ne sont pas encore remplacées par celles des sacs frontaux (fig. 58 et 59).

Les parois qui séparent les deux cavités droite et gauche se disloquent, environ 7 heures après la formation du puparium. La poche dorsale acquiert ainsi une cavité impaire.

Pendant les heures suivantes les cellules imaginales, tout en conti-

nuant à progresser vers l'avant, émigrent vers la ligne médiane. Les cellules d'un sac frontal vont à la rencontre des cellules de l'autre et les sacs frontaux droit et gauche fusionnent (fig. 61).

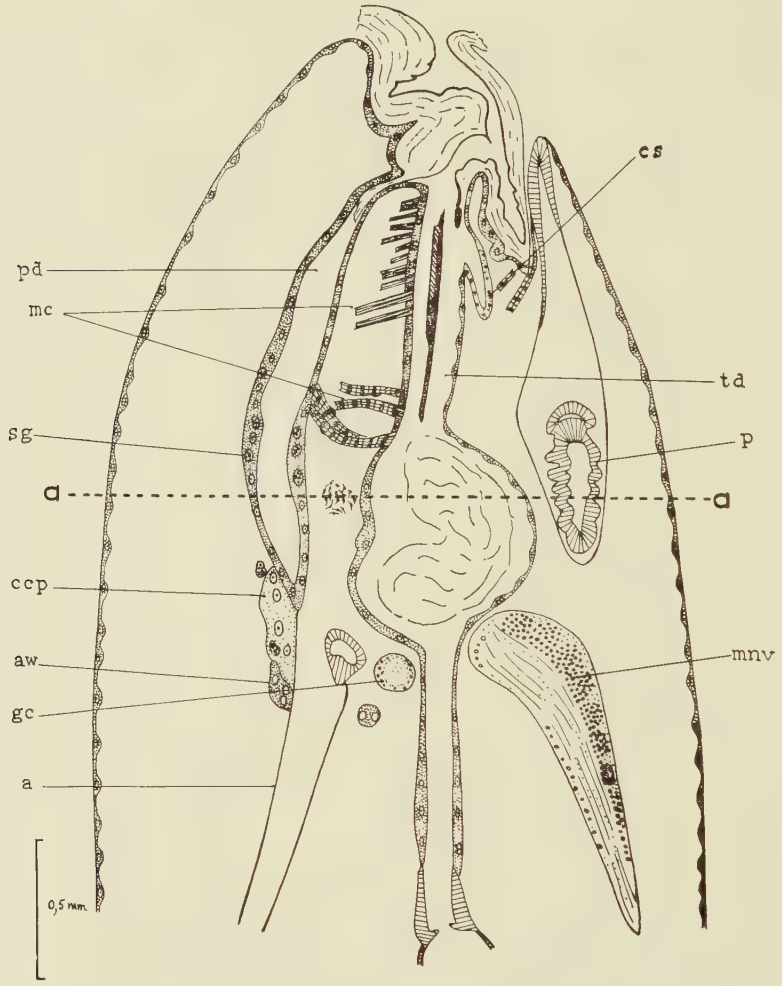


FIG. 58. — Coupe sagittale d'une « pupe » de 6 heures, le puparium a été enlevé presqu'entièrement. (En hachuré : les ébauches imaginales).

a, aorte ; *aw*, anneau de Weismann ; *ccp*, cordon céphalo-pharyngien ; *cs*, canal salivaire ; *gc*, cerveau ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *p*, ébauche de patte ; *pd*, poche dorsale ; *sg*, sphère de granules ; *td*. tube digestif.

Huit heures après la formation du puparium, les cellules des sacs frontaux ont atteint le niveau des cellules imaginales du clypéo-labre. La paroi dorsale de la vésicule céphalique en cours d'édification est

formée, dans sa partie postérieure, uniquement par des cellules des sacs frontaux. Au même niveau transversal que les cellules imaginales du clypéo-labre, il reste encore quelques noyaux de l'ancienne poche dorsale (fig. 60) ; ils sont situés dans un plan médian. En avant de l'ébauche du clypéo-labre, les cellules de la poche dorsale et de l'atrium sont encore en place (fig. 60).

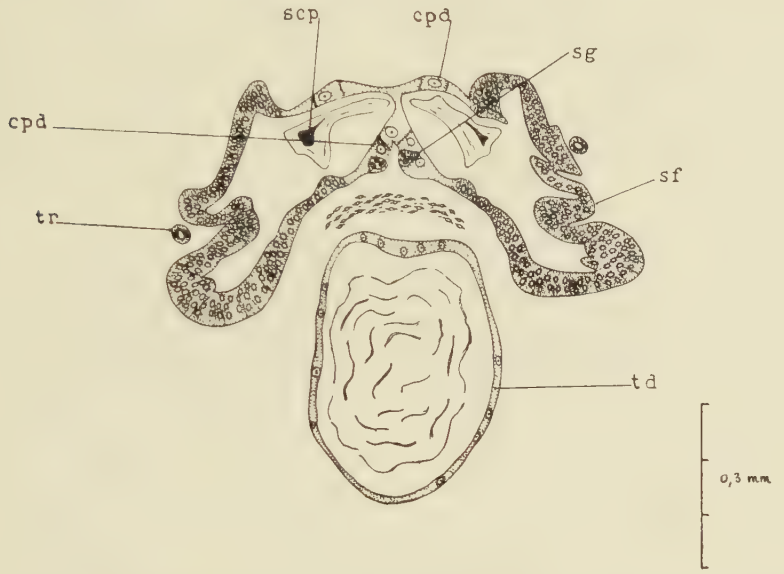


FIG. 59. — Coupe transversale d'une « pupe » de 6 heures, passant par le niveau *a a* indiqué sur la figure 58. Seuls le complexe céphalique et le tube digestif ont été représentés. Côté dorsal : partie supérieure du dessin.

cpd, cellule de la poche dorsale ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien ; *sf*, sac frontal ; *sg*, sphère de granules ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

Par suite du retard de l'histolyse des cellules de la poche dorsale au niveau des insertions des muscles cibariaux, quelques cellules de la poche dorsale persistent encore médianement, sur la paroi ventrale.

Douze heures après la formation du puparium, toutes les cellules de la poche dorsale ainsi que celles de la cavité atriale ont disparu et sont remplacées par des cellules imaginales. Ventralement, les cellules des sacs frontaux vont jusqu'à l'ébauche du clypéo-labre. Dorsalement, elles atteignent la partie tout à fait antérieure de la nymphe. Aussi, les cellules présentent-elles un étirement beaucoup plus important sur le côté dorsal que sur le côté ventral [1] (fig. 62 A).

1. L'espacement des hachures dans les figures 60 et 62 schématise l'étirement plus ou moins grand des cellules imaginales.

Chez la nymphe, 12 heures après la formation du puparium, toutes les ébauches imaginales de la tête ont donc fusionné en une vésicule céphalique unique qui débouche directement à l'extérieur (fig. 62 A).

Pendant les heures suivantes, la vésicule céphalique subit certains changements. Comme je l'ai indiqué plus haut, les parois des sacs fron-

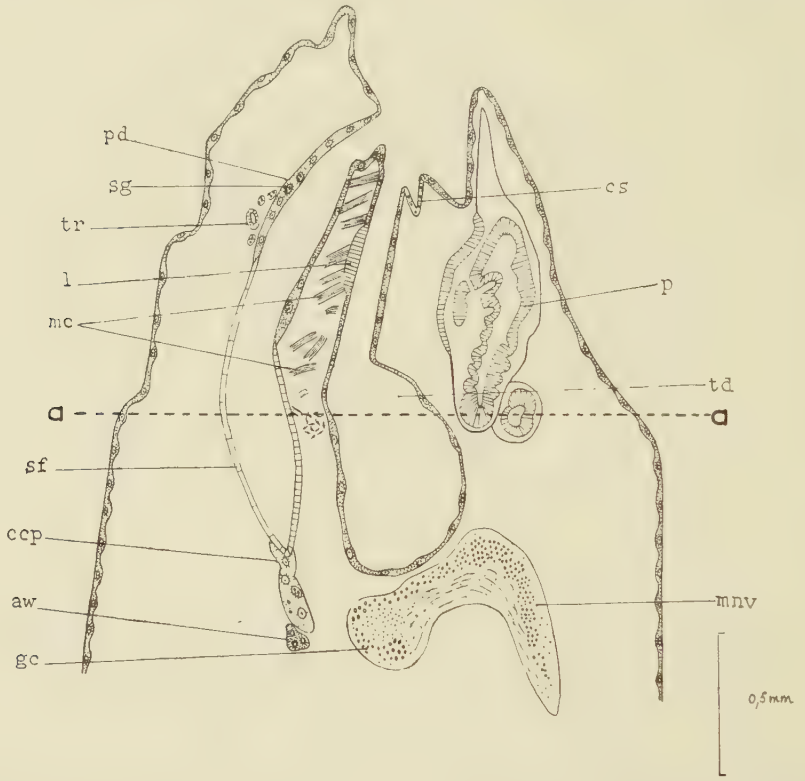


FIG. 60. — Coupe sagittale d'une « pupe » de 8 heures. Le puparium a été enlevé. (En hachuré : les ébauches imaginales).

aw, anneau de Weismann ; *ccp*, cordon céphalo pharyngien ; *cs*, canal salivaire ; *gc*, cerveau ; *l*, ébauche du clypéo-labre ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *p* ébauche de patte ; *pd*, reste de la poche dorsale ; *sf*, sacs frontaux ; *sg*, sphère de granules ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

taux progressent vers la partie antérieure de l'animal par étirement de leurs cellules proximales selon l'axe antéro-postérieur du corps. Ces cellules se tassent ensuite à nouveau, si bien qu'il y a déplacement de tout l'ensemble des sacs frontaux vers l'avant (fig. 62). Les processus de tassement sont particulièrement intenses pour les cellules de la paroi dorsale qui était très étirée. Pour cette raison les disques oculaires, ventraux chez la larve, subissent une traction et un mouvement de bascule

vers le côté dorsal. Par suite de la remontée des sacs frontaux, ils ne coiffent plus les ganglions cérébroïdes. Ceux-ci, reliés à la vésicule céphalique par les pédoncules oculaires, sont également entraînés vers l'avant.

Ce tassement des cellules antérieures de la vésicule céphalique est très rapide. Déjà dans une nymphe, 15 heures après la formation du puparium, les cellules apparaissent à nouveau allongées et serrées les unes contre les autres, au point d'avoir leurs noyaux répartis en plusieurs couches (fig. 62 B).

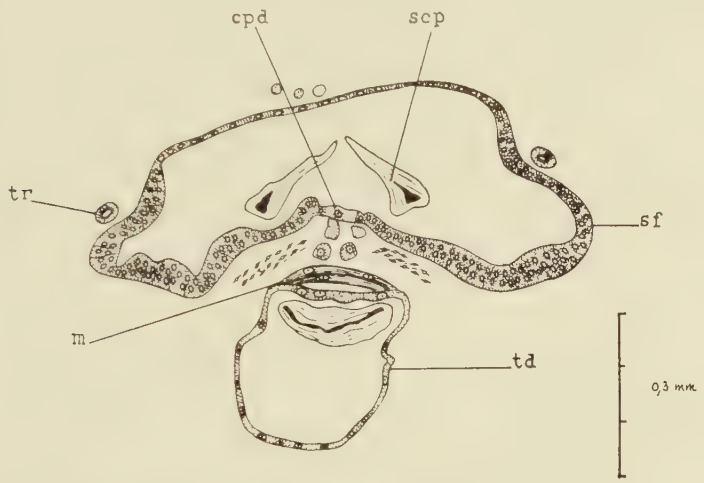


FIG. 61. — Coupe transversale d'une « pupe » de 8 heures, passant par le niveau *a a* indiqué sur la figure 60. Seuls le complexe céphalique et le tube digestif ont été représentés. — Côté dorsal : partie supérieure du dessin.

cpd, cellule de la poche dorsale ; *m*, muscle ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien ; *sf*, sac frontal ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

Pendant les 5 heures suivantes, les parois de la vésicule céphalique s'étalent à nouveau, deviennent minces, mais cette fois-ci, l'étalement est généralisé à l'ébauche tout entière. Par suite de l'augmentation de surface qui en résulte, les parois de la vésicule céphalique forment de nombreux replis (fig. 63). Ce sont les dernières modifications subies par l'ébauche de la tête avant sa dévagination.

Au cours de la formation de la vésicule céphalique, les cellules des sacs frontaux subissent donc de nombreux changements de forme : elles se rétrécissent et s'élargissent tour à tour. Nous retrouverons plus tard, au cours du développement, cette plasticité remarquable des cellules épidermiques.

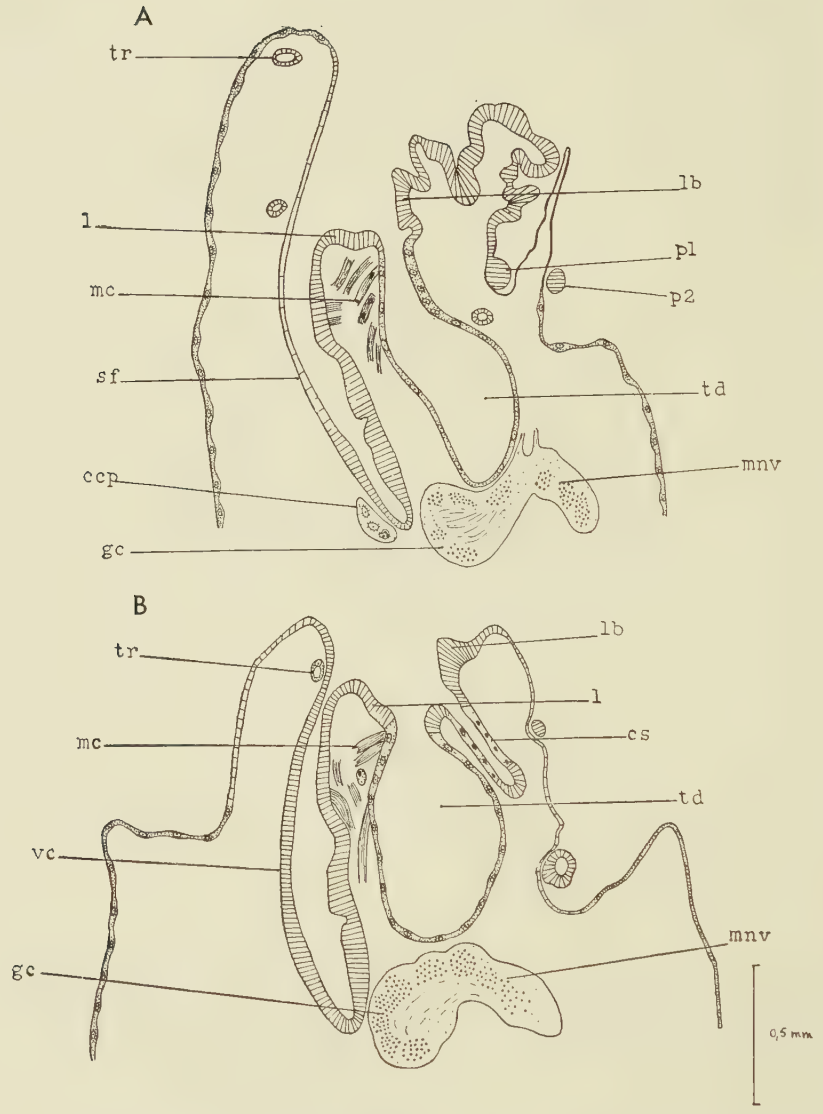


FIG. 62. — Coupes sagittales d'une « pupe » de 12 heures (A) et d'une « pupe » de 15 heures (B). Le puparium a été enlevé. (En hachuré : les ébauches imaginales).

ccp, cordon céphalo-pharyngien ; *cs*, canal salivaire ; *gc*, cerveau ; *l*, ébauche labrale ; *lb*, disques imaginaux labiaux fusionnés ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *p 1*, patte prothoracique ; *p 2*, patte mésothoracique ; *sf*, sacs frontaux ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée ; *vc*, vésicule céphalique.

2. — Cellules imaginales du clypéo-labre.

Très rapidement après la formation du puparium, les deux amas de cellules imaginales situés sur la paroi interne commune à la poche dorsale et au « pharynx » s'accroissent.

Quatre heures après la formation du puparium, ces deux îlots de cellules se sont déjà développés latéralement, le long des parois internes

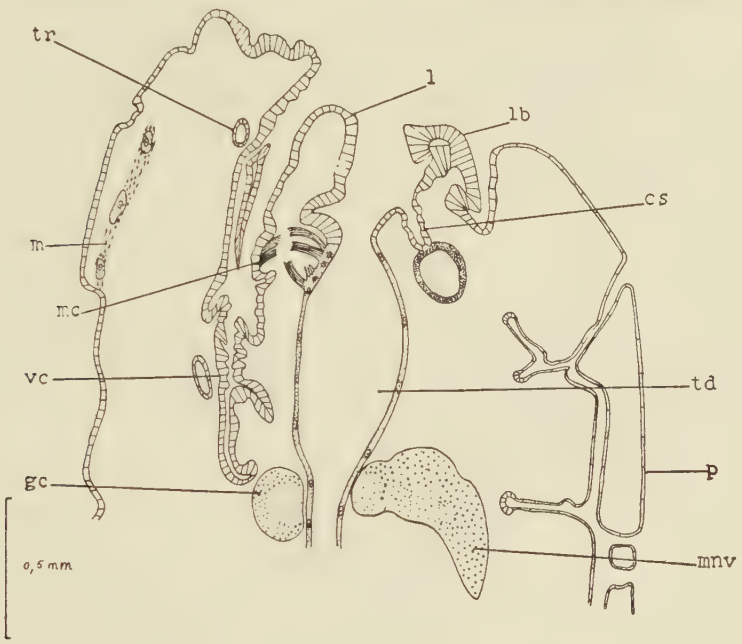


Fig. 63. — Coupe sagittale d'une « pupe » de 25 heures. Le puparium a été enlevé. (En hachuré : les ébauches imaginales).

cs, canal salivaire ; *gc*, cerveau ; *l*, ébauche labrale ; *lb*, disques imaginaux labiaux fusionnés ; *m*, ébauche de muscle thoracique ; *mc*, muscles cibariaux ; *mnv*, masse nerveuse ventrale ; *p*, patte ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée ; *vc*, vésicule céphalique.

communes à la poche dorsale et au « pharynx » (ou cibarium). Mais à l'emplacement des insertions des muscles cibariaux, les cellules larvaires sont encore intactes (fig. 64 A). Au niveau où se séparent le « pharynx » et la poche dorsale, les deux amas de cellules imaginales forment des replis nombreux.

Dans une nymphe, 8 heures après la formation du puparium (fig. 64 B), les deux groupes de cellules imaginales se sont rejoints ventralement. Dorsalement, ils sont encore séparés par quelques cellules larvaires de

la poche dorsale. Les insertions des muscles cibariaux ont disparu. Les deux ébauches imaginales se sont en même temps développées vers l'avant et arrivent au même niveau transversal que l'ouverture du canal

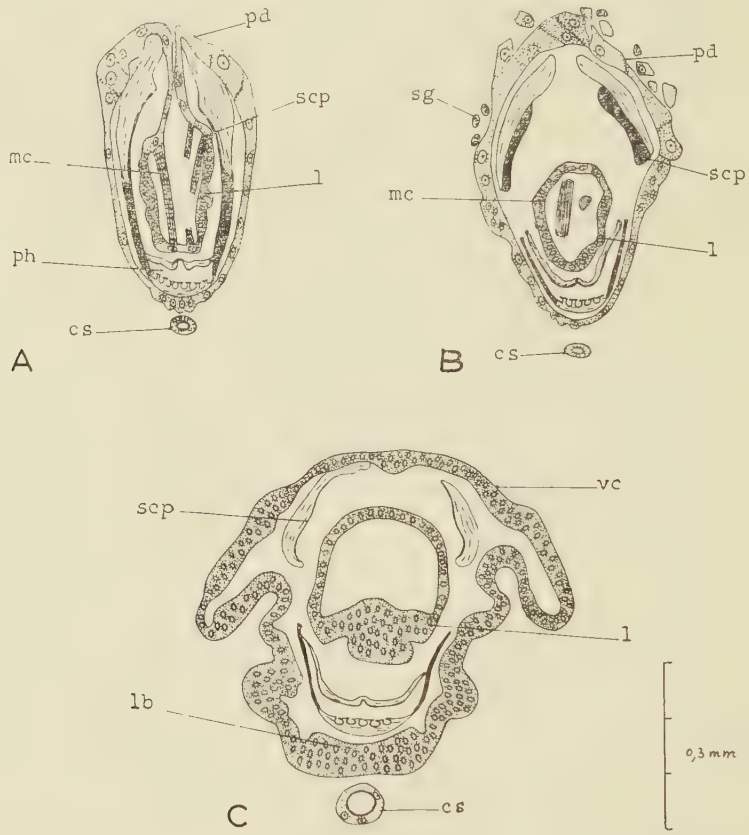


FIG. 64. — Évolution des cellules imaginales du clypéo-labre.

A : Coupe transversale d'une « pupe » de 4 heures. — B : Coupe transversale d'une « pupe » de 8 heures. — C : Coupe transversale d'une « pupe » de 15 heures.

cs, canal salivaire ; *l*, cellules imaginales du clypéo-labre ; *lb*, disques imaginaux labiaux fusionnés ; *mc*, muscles cibariaux ; *pd*, poche dorsale ; *ph*, pharynx ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien ; *sg*, sphère de granules ; *vc*, vésicule céphalique. (Seul le complexe céphalique a été représenté ; côté dorsal : partie supérieure du dessin).

salivaire. Plus en avant, la paroi atriale est encore formée par des cellules larvaires (fig. 60).

Dans les « pupes » de 10 heures, toute la partie du clypéo-labre larvaire qui était en avant des deux amas de cellules imaginales a disparu. L'ébauche du clypéo-labre imaginal l'a remplacée ; elle subit les mêmes processus de tassement que les sacs frontaux. Ses parois deviennent

épaisses, son extrémité antérieure très massive arrive à la hauteur du débouché du canal salivaire.

Dans les « pupes » de 15 heures (fig. 64 C), l'ébauche clypéo-labrale, comme toute la vésicule céphalique, est formée de cellules très hautes et serrées les unes contre les autres. Pendant les 5 heures suivantes, sa paroi s'étale comme toute l'ébauche de la tête.

3. — Disques imaginaux labiaux.

Chez la larve, nous l'avons vu, deux disques imaginaux labiaux sont appendus à la paroi de l'atrium, légèrement en avant du débouché du canal salivaire.

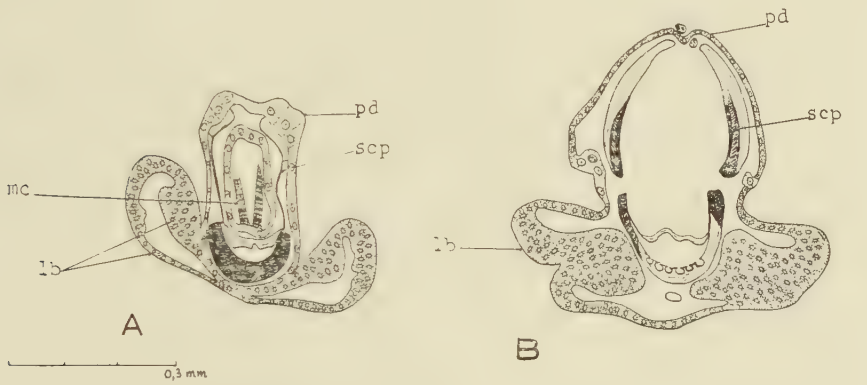


Fig. 65. — Évolution des disques imaginaux labiaux.

A : Coupe transversale d'une « pupe » de 4 heures. — B : Coupe transversale d'une « pupe » de 10 heures (les disques imaginaux labiaux ont fusionné).

lb, disque imaginal labial ; *mc*, muscles cibariaux ; *pd*, poche dorsale ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien. (Seul le complexe céphalique a été représenté ; côté dorsal : partie supérieure du dessin).

Ils se développent beaucoup à la fin de la vie larvaire. Cette croissance s'accélère encore pendant les premières heures qui suivent la formation du puparium. Elle n'a pas la même importance dans les différentes parties du disque labial : les mitoses sont nombreuses surtout dans la paroi médio-dorsale du disque. Cette paroi apparaît déjà fortement épaissie dans les « pupes » de 4 heures. Les cellules allongées sont tassées les unes contre les autres ; les mitoses restent réparties du côté de la cavité du disque. La paroi ventrale est, au contraire, relativement mince ; les noyaux y sont disposés en une seule couche. La cavité des disques labiaux s'est agrandie mais elle ne communique pas encore avec celle de l'atrium (fig. 65 A).

Pendant les heures suivantes, la partie épaissie continue à s'accroître et apparaît comme un bouton saillant dans la cavité du disque labial.

Dix heures après la formation du puparium les vésicules labiales, fermées jusqu'alors, s'ouvrent très largement dans la cavité atriale (fig. 65 B). Elles se sont réunies ventralement, sans doute par suite de l'histolyse des cellules de l'atrium, qui les séparent. Elles forment alors, une ébauche impaire qui remplace l'ancien plancher de l'atrium : c'est là que débouche désormais le canal salivaire (fig. 62 B).

C. — Discussions et conclusions.

De nombreux auteurs, Van Rees (1889) et Wahl (1914) en particulier, interprétèrent l'anatomie de l'asticot en supposant que la tête larvaire était très réduite. Ils ne distinguèrent pas la poche dorsale, formation larvaire, des sacs frontaux proprement dits. Pour eux, la totalité de la poche qui s'ouvre dans l'atrium participait à la formation de la tête imaginale chez *Calliphora*. D'après Wahl, la vésicule céphalique unique se formait par simple dissolution des parois médianes des deux sacs, suivie de l'union de leurs parois externes.

Snodgrass (1924) au contraire, pour des raisons d'homologies, avait établi la distinction entre poche dorsale et sacs frontaux, dans son étude sur *Rhagoletis pomonella*. Cependant, selon lui, la tête imaginale de *Rhagoletis* dérivait à la fois des sacs frontaux, de l'atrium et de la poche dorsale. Dans son article sur la métamorphose de la tête des mouches (1953) Snodgrass ne semble plus tenir aucun compte de l'importance des structures céphaliques larvaires. Il déclare que « les histoblastes céphaliques de la mouche ne rencontrent aucune opposition de la part des cellules larvaires étant donné la grande réduction de la tête de la larve » [1]. Il y aurait, d'après lui, une simple rétraction du « pli céphalique » (qui correspondrait à la poche dorsale) au cours de la nymphose.

L'étude embryologique nous a montré au contraire que la tête larvaire, malgré son anatomie bouleversée, est présente avec tous ses constituants chez l'asticot. Les structures céphaliques larvaires que j'ai identifiées chez l'embryon, acquièrent au cours de la croissance de l'asticot les mêmes caractères histologiques que les téguments thoraciques ou

1. Voir Snodgrass (1953), p. 20.

abdominaux : cellules de grande taille, absence de divisions mitotiques, sécrétion d'une cuticule épaisse, souvent très pigmentée. Ces caractères les opposent aux ébauches imaginales de la tête, reconnaissables à la petitesse de leurs cellules et à la présence de nombreuses mitoses. Ces ébauches se répartissent en 3 groupes : sacs frontaux, disques imaginaux labiaux et ébauche clypéo-labrale paire.

Pérez (1910) avait déjà souligné cette différence dans les caractères histologiques des tissus larvaires et imaginaux, mais il ne l'avait constaté chez *Calliphora* que pour le thorax et l'abdomen. Il pensait lui aussi que la tête n'existait pas chez l'asticot en dehors des ébauches imaginales.

Mes propres observations sur l'embryon, puis sur la larve m'amenèrent à me demander si les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse, observés par Pérez pour le thorax et l'abdomen ne se produisaient pas aussi pour la tête au moment de la métamorphose. Par l'observation de stades très rapprochés de la nymphose, ce qui n'avait pas encore été fait, j'ai pu mettre en évidence l'histolyse des cellules de la tête larvaire (en particulier au niveau de la poche dorsale) et leur remplacement par des cellules imaginales pendant les 12 heures qui suivent la formation du puparium [1]. Au cours de cette substitution progressive mais rapide des structures céphaliques larvaires par des ébauches imaginales, nous retrouverons, après Pérez, les mêmes processus d'étirement, de glissement et de chevauchement des cellules imaginales sur l'épithélium larvaire, ainsi que le même retard des phénomènes d'histolyse au niveau des insertions musculaires.

La tête larvaire disparaît donc comme l'épiderme thoracique et abdominal de l'asticot. Elle ne participe pas à l'édification de la tête imaginale. Cette dernière se développe à partir des seules ébauches imaginales. Des expériences de transplantation [2] de sacs frontaux, de disques imaginaux labiaux ou d'ébauches clypéo-labrales le confirment (fig. 66 et 67). Elles m'ont permis en outre de préciser l'origine de la trompe.

Jusqu'à maintenant, nous ne disposions que des observations de Wahl (1914) sur le développement de la trompe de *Calliphora*. Pour lui, les disques imaginaux labiaux édifient à eux seuls toute la trompe y compris les palpes maxillaires et le labre. Mais les transplantations de disques imaginaux labiaux nous montrent que ceux-ci ne forment en

1. Schœller (1957).

2. Les greffons sont prélevés sur une larve âgée, puis transplantés dans l'abdomen de larves hôtes du même âge suivant la technique utilisée pour l'étude de l'influence de l'innervation sur la différenciation de l'antenne (Voir p. 10). A son éclosion, l'hôte est disséqué et le greffon prélevé pour une étude ultérieure.

réalité que l'haustellum et les labelles. Les sacs frontaux fournissent, en plus de la tête proprement dite, une grande partie du rostrum avec les palpes maxillaires et les apodèmes (fig. 66 et 67). Vogt (1946) a d'ailleurs

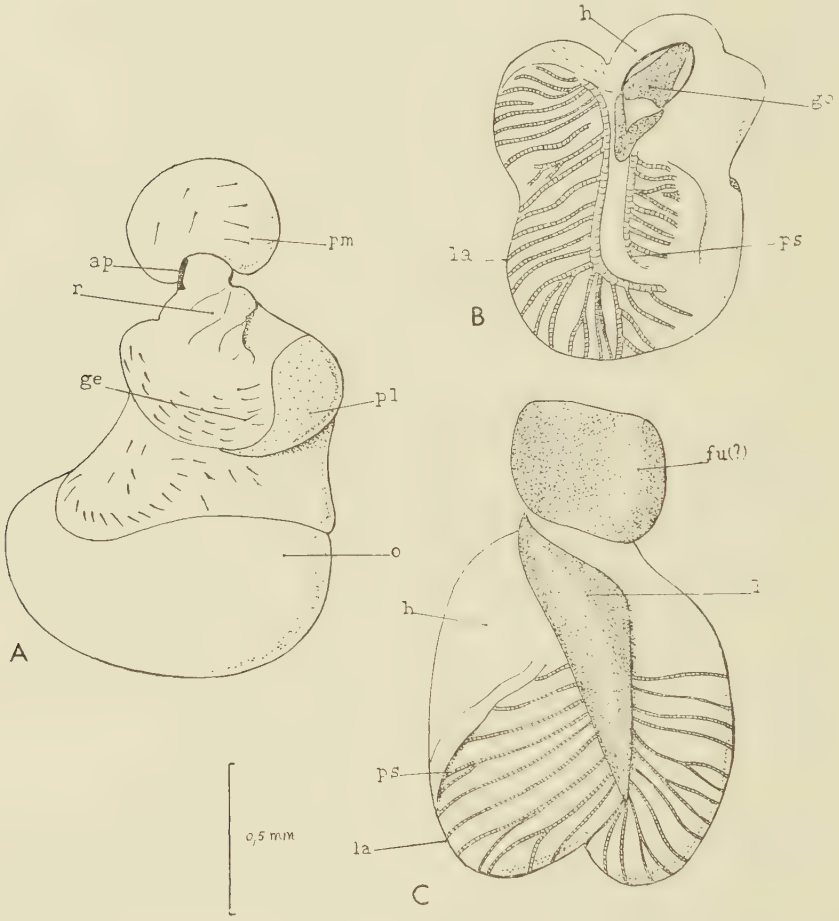


Fig. 66. — Les diverses ébauches imaginales céphaliques ont été transplantées dans des larves puis prélevées à l'éclosion de l'hôte.

A : Transplantation d'un sac frontal. — B : Transplantation d'un disque imaginal labial. — C : Transplantation des deux disques imaginaux labiaux plus les cellules imaginales du clypéo-labre. *ap*, apodème ; *fu*, fulcrum ; *ge*, gêne ; *go*, gouttière de l'haustellum ; *h*, haustellum ; *l*, labre ; *la*, labelles ; *o*, œil ; *pl*, plaque faciale ; *pm*, palpe maxillaire ; *ps*, pseudotrachée ; *r*, rostrum.

montré chez *Drosophila* la présence « d'un champ de palpe maxillaire » dans la partie proximale du sac frontal.

Le labre imaginal ne se développe pas à partir des disques labiaux comme le pensait Wahl (1914). Cet auteur avait observé deux « ébauches

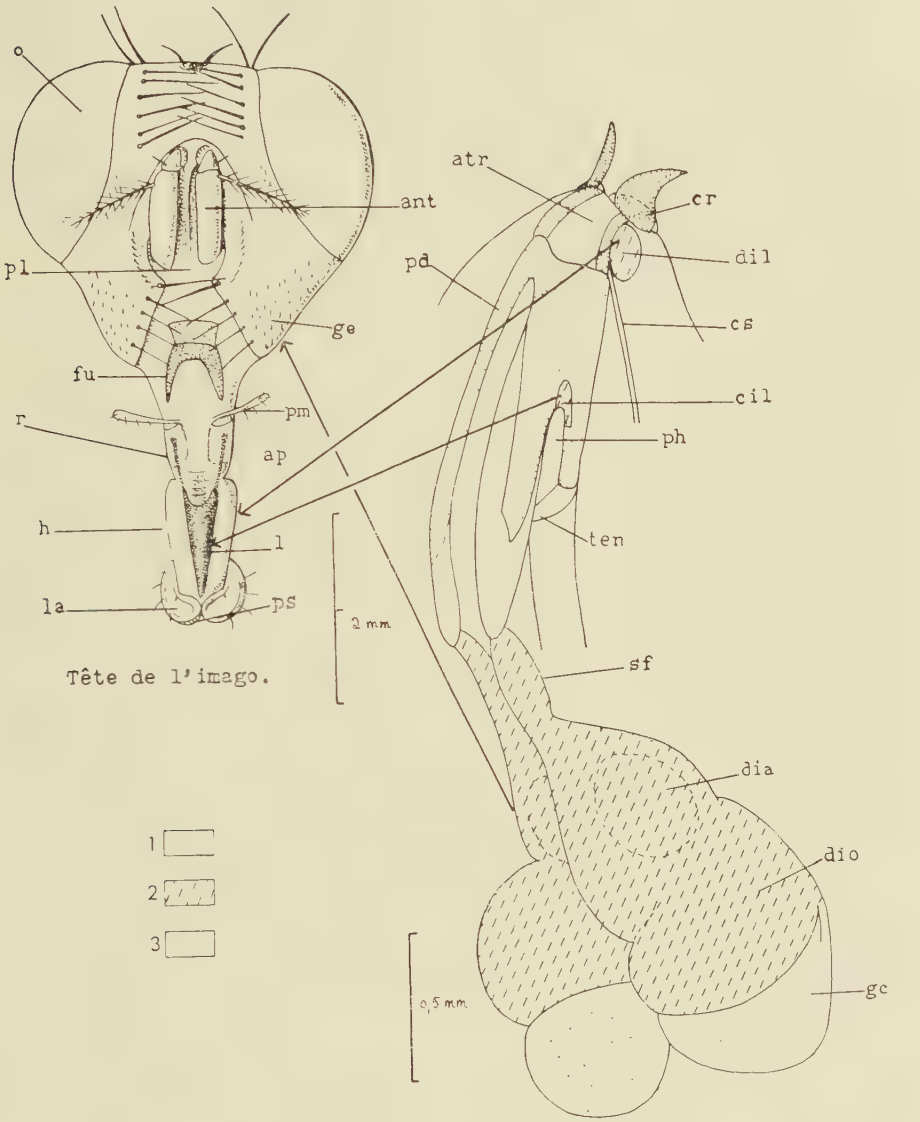


FIG. 67. — Origine des différentes parties de la tête imaginale.

ant, antenne ; *ap*, apodème ; *atr*, atrium ; *cil*, cellules imaginales du clypéo-labre ; *cr*, crochet buccal ; *cs*, canal salivaire ; *dia*, disque imaginal antennaire ; *dil*, disque imaginal labial ; *dio*, disque imaginal oculaire ; *fu*, fulcrum ; *gc*, cerveau ; *ge*, gêne ; *h*, haustellum ; *l*, labre ; *la*, labelles ; *o*, œil ; *pd*, poche dorsale ; *ph*, pharynx ; *pl*, plaque faciale ; *pm*, palpe maxillaire ; *ps*, pseudotrachée ; *r*, rostrum ; *sf*, sac frontal ; *ten*, tentorium ; *1*, squelette céphalo-pharyngien ; *2*, territoires imaginaux (cil, dil, sf) ; *3*, territoires larvaires.

céphalo-pharyngiennes » chez la larve, mais il n'avait pu suivre leur évolution. Il ne lui avait pas été possible non plus d'établir l'analogie entre ces ébauches et les disques imaginaux du labre décrits par Künckel d'Herculais (1875-1881) chez *Volucella*. En effet, la disposition des ébauches de la tête imaginale diffère grandement chez les larves de *Calliphora* et de *Volucella*. Wahl mettait même en doute la présence de deux disques du labre chez *Volucella*, sa principale objection étant l'apparition d'un labre impair chez la nymphe.

Sur le clypéo-labre larvaire, j'ai observé la présence de deux îlots de cellules imaginales qui me semblent bien correspondre aux « ébauches céphalo-pharyngiennes ». J'ai pu suivre avec certitude le sort de ces deux amas de cellules au début de la « pupaison ». Pendant plusieurs heures, ils restent séparés des sacs frontaux et de l'anneau imaginal de l'intestin antérieur par les cellules bien différentes d'aspect de la poche dorsale et du « pharynx ». Ces deux îlots de cellules fusionnent et forment une ébauche labrale impaire. Les résultats de transplantation confirment mes observations : Ces deux amas cellulaires, lorsqu'ils sont transplantés sans autre ébauche imaginale, se développent en une structure chitineuse trop déformée pour que nous comprenions à quoi elle correspond. Mais s'ils sont transplantés avec les disques imaginaux labiaux, ils donnent deux formations chitineuses dont l'une est sûrement un labre. L'autre représente vraisemblablement le fulcrum, toutefois nous ne pouvons l'affirmer sans réserves (fig. 66).

La trompe de la mouche dérive donc de trois paires d'ébauches séparées les unes des autres. Cette origine multiple se comprend si l'on tient compte de la dissociation du gnathos, constatée au cours de la céphalogenèse embryonnaire. Les territoires gnathaux, nous l'avons vu, se répartissent chez l'embryon entre les lobes antérieurs, le plancher atrial, le cibarium et la poche dorsale. Aucune ébauche imaginale ne se développe à partir des lobes antérieurs, mais deux disques labiaux apparaissent sur le plancher atrial d'origine labiale. La région maxillo-labiale de la poche dorsale devait contenir des éléments imaginaux présomptifs qui se sont incorporés aux sacs frontaux, tandis que l'ébauche du clypéo-labre imaginal se forme sur la structure larvaire correspondante.

Chapitre VII.

MORPHOGENÈSE DE LA TÊTE

A. — Dévagination de la vésicule céphalique.

Nous avons vu se former, chez la « pupe » cryptocéphale, une vésicule céphalique unique à partir d'ébauches imaginales séparées les unes des autres. Par une dévagination brusque de cette vésicule (33 heures après la formation du puparium), l'ébauche de la tête devient externe ; la « pupe » est alors dite phanérocéphale. Selon Weismann (1864), la dévagination de l'ébauche céphalique serait provoquée par un afflux d'hémolymphe dans la partie antérieure de la « pupe ». Cet afflux serait lui-même la conséquence du raccourcissement de l'abdomen et de la contraction des muscles abdominaux.

Pendant la dévagination, la trompe émerge la première du thorax. Les parois ventrale et dorsale de la vésicule céphalique, ainsi que les ébauches antennaires et oculaires, sortent ensuite simultanément (fig. 68). Les ganglions cérébroïdes reliés à la vésicule (par les pédoncules oculaires) sont entraînés par elle et remontent au fur et à mesure de sa dévagination (fig. 68). Le tube digestif, jusqu'alors rectiligne et renflé dans la partie antérieure de la pupe, est amené à se recourber au niveau du collier périœsophagien (fig. 68 et 69). A la fin de la dévagination, la tête est encore très plissée. Le liquide de la cavité générale, auquel les cellules du corps adipeux donnent une couleur blanchâtre, pénètre alors largement dans la tête et la gonfle (fig. 69).

Devenue externe, l'ébauche de la tête aborde une période de morphogenèse et de différenciation : sa forme générale va être remaniée, les différentes parties de la trompe vont apparaître.

B. — Morphogenèse de la trompe.

J'ai précisé dans le chapitre précédent, l'origine complexe de la trompe : l'haustellum et les labelles dérivent des disques imaginaux labiaux, l'ébauche du labre se développe à partir de deux amas de cellules

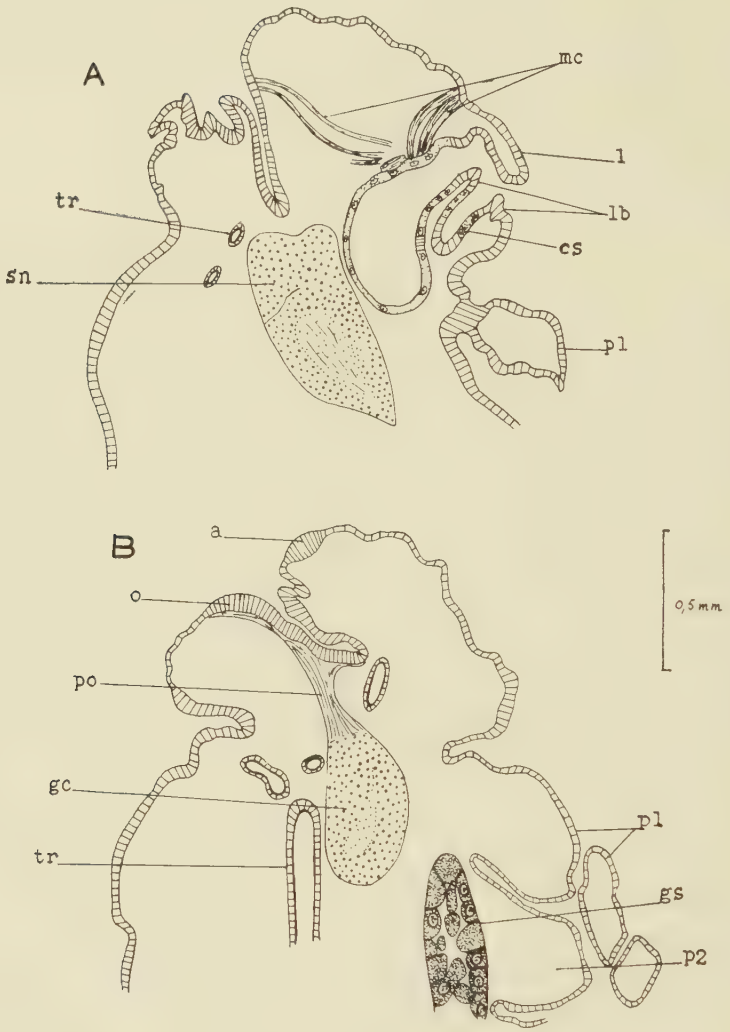


FIG. 68. — Dévagination de la vésicule céphalique.
A : Coupe sagittale. — B : Coupe parasagittale.
a, antenne ; *cs*, canal salivaire ; *gc*, cerveau ; *gs*, glande salivaire ; *l*, labre ; *lb*, ébauche de l'haustellum et des labelles ; *mc*, muscles cibariaux ; *o*, œil ; *p1*, *p2*, pattes prothoracique et mésothoracique ; *po*, pédoncule oculaire ; *sn*, système nerveux central ; *tr*, trachée. (En hachuré : les ébauches imaginales).

imaginales situés sur le clypéo-labre larvaire, tandis que les palpes maxillaires et les apodèmes se forment aux dépens d'une partie des sacs frontaux (fig. 66 et 67).

Pendant la dévagination de la vésicule céphalique, la partie de la trompe formée par les disques imaginaux labiaux émerge entre les pattes

et l'ébauche du labre devient externe, surplombant l'ouverture buccale. Une fois la tête tout à fait dévaginée, l'ébauche de la trompe est large, assez plate, légèrement bilobée (fig. 70 A). A sa partie terminale débouche le canal salivaire commun, très court (longueur 225 μ) qui aboutit aux deux glandes salivaires subsistant encore. Au-dessus de la bouche, l'ébauche du labre a la forme d'un petit lobe (fig. 69 et 70 A).

FIG. 69. — Coupe sagittale d'une « pupe » phanérocéphale de 33 heures. (En hachuré : les cellules imaginales). *cs*, canal salivaire ; *l*, labre ; *lb*, ébauche de l'haustellum et des labelles ; *mc*, muscles cibariaux *pl*, patte prothoracique ; *sn*, système nerveux central ; *td*, tube digestif ; *tr*, trachée.

Les palpes maxillaires.

Les ébauches des palpes maxillaires ne sont pas visibles au moment de la dévagination de la tête. Dans les « pupes » de 39 heures, elles apparaissent comme deux petits cordons, un peu au-dessus du niveau de la bouche (fig. 70 B). Elles s'allongent et s'amincissent, surtout à partir

du 2e jour de la « pupaison » (fig. 70 et 71). Le 4e jour, les palpes maxillaires acquièrent leur forme définitive.

L'haustellum et les labelles.

L'haustellum et les labelles forment d'abord une masse indivise qui s'accroît progressivement.

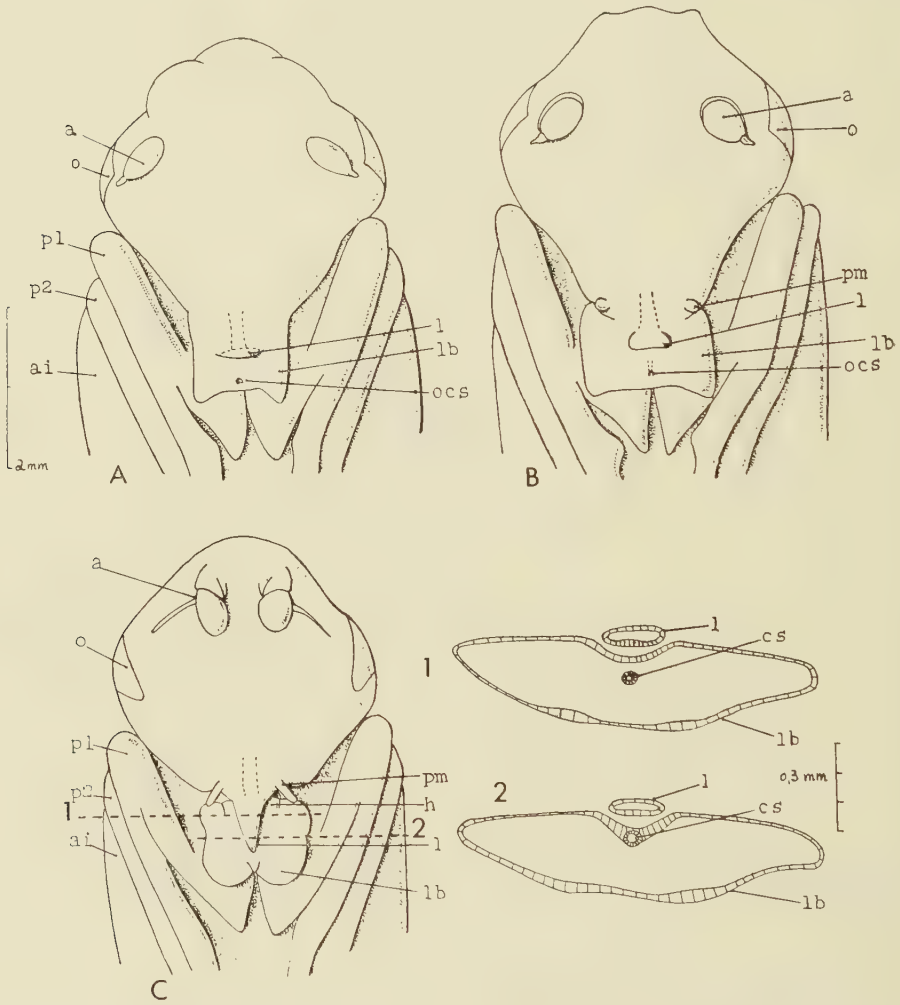


Fig. 70. — Morphogenèse de la tête imaginale.

A : « pupe » de 33 heures. — B : « pupe » de 39 heures. — C : « pupe » de 48 heures ; à droite schémas de coupes transversales passant par les niveaux 1 et 2 indiqués sur le dessin de la tête.

a, ébauche antennaire ; *ai*, aile ; *cs*, canal salivaire ; *h*, haustellum ; *l*, labre ; *lb*, ébauche de l'haustellum et des labelles ; *o*, œil ; *ocs*, orifice du canal salivaire ; *p1* et *p2*, pattes pro — et mésothoracique ; *pm*, palpe maxillaire.

Chez les nymphes, 48 heures après la formation du puparium, un repli pair apparaît dans l'ébauche de la trompe, à la hauteur de l'ouverture buccale (fig. 70 C). Il s'étendra ensuite vers l'extrémité distale de l'ébauche et séparera l'haustellum, qui est médian, des labelles qui sont

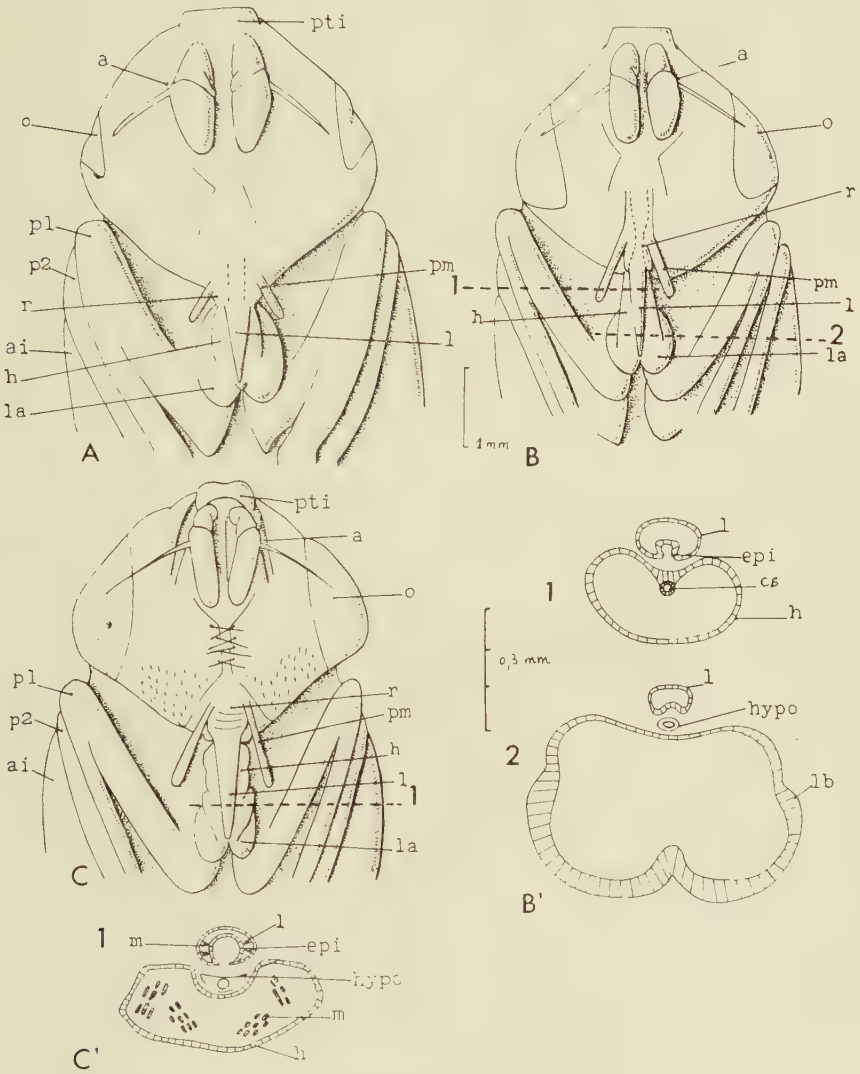


FIG. 71. — Morphogenèse de la tête imaginale (suite).

A : « pupe » de 56 heures. — B : « pupe » de 3 jours. — C : « pupe » de 5 jours. — B′ et C′ : Schémas de coupes transversales passant par les niveaux 1 et 2 indiqués sur les dessins B et C.

a, antenne ; *ai*, aile ; *cs*, canal salivaire ; *epi*, épipharynx ; *h*, haustellum ; *hypo*, hypopharynx ; *l*, labre ; *la*, labelles ; *lb*, ébauche de l'haustellum et des labelles ; *m*, muscles ; *o*, œil ; *p1*, *p2*, pattes prothoracique et mésothoracique ; *pm*, palpe maxillaire ; *pti*, ébauche du ptilinum ; *r*, rostrum.

plus latéraux. En même temps que progresse vers la partie distale de la trompe la séparation entre labelles et haustellum, l'ébauche de ce dernier s'allonge rapidement en avant du débouché du canal salivaire (fig. 71 A et B). Le 6e jour de la « pupaison », elle a atteint sa longueur définitive.

Au moment de la dévagination de la tête, la région de l'épiderme qui fournira la membrane pseudotrachéenne est plus épaisse et les noyaux y sont répartis en deux ou trois couches. L'ébauche des pseudotrachées deviendra visible extérieurement à partir du 2e jour de la pupaison. Sur les coupes, les cellules apparaissent disposées en amas de deux sortes, qui alternent ; ceux qui correspondent aux futures pseudotrachées ont une section circulaire. Les pseudotrachées, d'abord peu visibles, sont beaucoup plus marquées dans les pupes de 3 jours et recouvrent toute la membrane pseudotrachéenne.

L'hypopharynx.

Chez l'imago, le canal salivaire parcourt l'hypopharynx sur toute sa longueur. Il provient, ainsi que les glandes salivaires imaginales, de la prolifération d'un anneau de cellules imaginales situé à l'extrémité proximale des glandes salivaires de la larve (Bodenstein, 1943).

Après la dévagination de la tête, il n'existe pas encore d'ébauche hypopharyngienne. Les glandes salivaires de la larve incomplètement histolysées, sont desservies par un canal salivaire imaginal très court (225 μ). Celui-ci traverse l'ébauche de l'haustellum et des labelles presque perpendiculairement à la surface et débouche près de la partie distale de la trompe (fig. 69 et 70). Au fur et à mesure de la croissance de l'haustellum, le canal salivaire s'allonge. En même temps, il ne reste plus enfoncé à l'intérieur de l'ébauche de la trompe. Il se rapproche de la paroi dorsale qui s'épaissit dans le plan sagittal, en face du canal salivaire qu'elle entoure ensuite. Ce processus commence à l'extrémité distale de la trompe puis s'étend progressivement vers la base de l'haustellum. Dans une « pupe » de 2 jours, la partie distale du canal salivaire est déjà englobée dans la paroi épaissie de l'haustellum (fig. 70 C 2), tandis que le canal salivaire est encore libre à l'intérieur à la base de la trompe (fig. 70 C 1). Dans une pupe de 3 jours, le canal salivaire est appliqué contre la paroi de l'haustellum sur presque toute la longueur de ce dernier. A son extrémité distale, il commence à se détacher de la paroi, avec les cellules de l'haustellum, qui l'entourent, pour former l'hypo-

pharynx (fig. 71 B'). Cette observation confirme celle de Wahl (1914). Le 5e jour après la formation du puparium, l'hypopharynx s'est séparé de la paroi de l'haustellum sur toute sa longueur (fig. 71 C').

Le labre.

Après la dévagination de la vésicule céphalique, l'ébauche du labre forme un petit lobe au-dessus de l'ouverture buccale. Cette ébauche s'allonge rapidement ; son contour, d'abord plus ou moins arrondi, prend une forme lancéolée. Son extrémité devient effilée dans les « pupes » de 48 heures (fig. 70 C'). La croissance du labre est d'abord plus rapide que celle de l'ensemble haustellum et labelles : simple renflement à la base de l'haustellum chez une pupe de 33 heures, le labre atteindra la partie distale de ce dernier chez une « pupe » de 50 heures. Ultérieurement, la croissance du labre et celle de l'haustellum suivront le même rythme (fig. 70 et 71). La paroi interne du labre apparaît épaissie dans les « pupes » de 2 jours. Elle se creuse ensuite et forme une gouttière épipharyngienne (fig. 71 C').

C. — Morphogenèse du ptilinum et de la crête faciale.

Après sa dévagination, l'ébauche de la tête apparaît plus ou moins globuleuse. Sa forme va être modelée pendant les 3 ou 4 jours qui suivent. En particulier, la région faciale subit des modifications importantes, conséquences de la morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum (Schœller, 1956 *a*).

La modification du ptilinum a été décrite rapidement par Laing (1935). Wahl (1914) remarque simplement l'invagination progressive de la région céphalique qui deviendra le ptilinum. Une étude simultanée du développement du ptilinum et de la formation de la crête faciale nous permettra de constater que deux massifs de cellules s'édifient aux dépens de la paroi céphalique. La différenciation de la crête faciale et du ptilinum se fait ensuite à partir de ces deux massifs cellulaires.

1. — Formation d'un massif cellulaire.

a. — *Massif cellulaire de la crête faciale.*

La région présomptive de la crête faciale, située entre les ébauches antennaires, subit un remaniement important. Après la dévagination de la vésicule céphalique, les ébauches antennaires sont très écartées l'une de l'autre (fig. 70 A). Elles se rapprochent ensuite progressivement, pour occuper leur emplacement définitif 23 heures plus tard (pupes de 56 heures) (fig. 70 et 71). La largeur de l'espace interantennaire passe alors de 1,63 mm à 0,15 mm ; donc en 23 heures, elle se trouve réduite au dixième de sa valeur initiale. Ce rétrécissement de l'espace interantennaire, quoique important, n'avait été ni remarqué ni étudié. Seul Laing (1935) note incidemment la position latérale des ébauches antennaires dans son étude sur le ptilinum.

Deux hypothèses peuvent être logiquement envisagées pour expliquer les modalités de ce rétrécissement : soit une résorption de cellules, soit un tassement progressif des cellules auparavant très étalées. Une comparaison des variations du nombre *total* de noyaux et du nombre de noyaux par *millimètre*, à un niveau défini de la région interantennaire [1], nous permettra de choisir entre ces deux hypothèses.

Pendant toute la durée du rétrécissement, c'est-à-dire entre 37 et 54 à 56 heures après la formation du puparium, le nombre de noyaux par *millimètre* triple (fig. 72, courbe *b*). Cette augmentation sensible du nombre de noyaux par *millimètre* ne peut être due à une activité mitotique : en effet, le nombre *total* de noyaux ne s'accroît sûrement pas (fig. 72, courbe *c*). Corrélativement, nous ne trouvons aucune mitose au niveau de l'espace interantennaire. Cette augmentation de la densité des noyaux ne peut s'expliquer que par un tassement des cellules.

La vitesse de ce tassement cellulaire n'est pas constante ; elle est particulièrement importante entre 42 et 44 heures après la formation du puparium (fig. 72, courbe *b*). On enregistre en même temps une diminution brusque du nombre total de noyaux (fig. 72, courbe *c*). Deux observations permettent de l'expliquer. D'une part, dans la région étudiée, les portions latérales de l'espace interantennaire participent à la

1. J'ai compté le nombre de noyaux sur des coupes transversales d'une épaisseur de 5 μ, passant au niveau de l'insertion de l'arista.

formation des deux premiers articles antennaires. D'autre part, certains des noyaux de l'espace interantennaire dégénèrent : nous trouvons, en effet, d'assez nombreux noyaux pycnotiques dans l'épiderme interantennaire d'une pupe de 44 heures.

Entre 44 heures et 54 à 56 heures après la formation du puparium, le tassement cellulaire continue, mais plus faiblement ; il est encore accompagné de la dégénérescence de quelques noyaux.

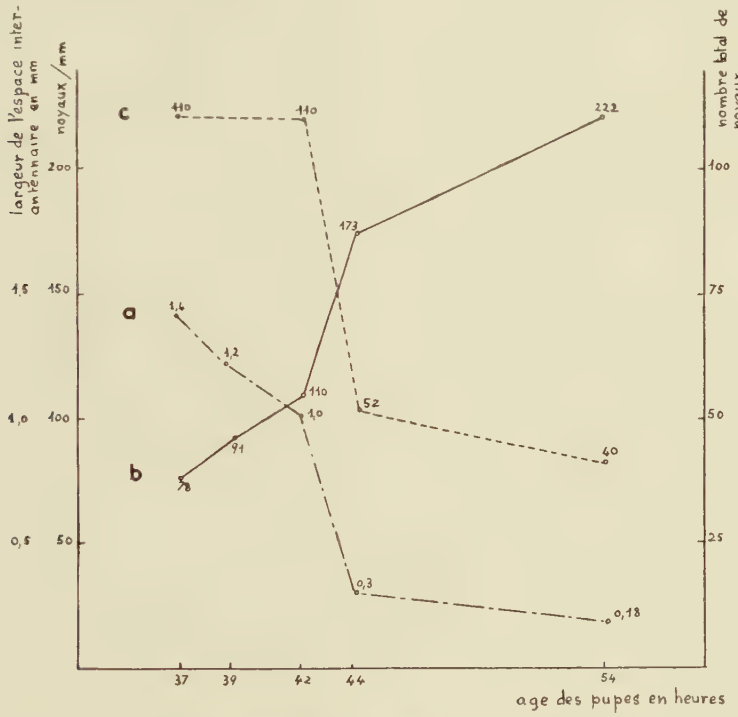


FIG. 72. — *a* : Courbe montrant le rétrécissement interantennaire. — *b* : Courbe du nombre de noyaux par millimètre (sur coupe transversale passant au niveau de l'insertion de l'arista). — *c* : Courbe du nombre total de noyaux (idem).

Un tassement de cellules intervient donc pendant toute la durée du rétrécissement interantennaire : pendant une brève période il est accompagné de la dégénérescence de certains noyaux. Ce tassement provoque l'apparition d'un massif de cellules à partir duquel s'édifiera ensuite la crête faciale.

Au cours de leur tassement, les cellules subissent des modifications caractéristiques. Après la dévagination de la vésicule céphalique, l'épiderme interantennaire est d'un aspect banal : il est très plat, les noyaux

occupent presque toute son épaisseur. Le cytoplasme est finement granuleux et homogène. L'épiderme est limité du côté interne par la membrane basale. Comme pour beaucoup d'épidermes d'Insectes, il est difficile de savoir s'il existe des limites cellulaires, ou si la structure est syncytiale (fig. 73 A). Au début du tassement, les cellules (ou les énergides) commencent à s'allonger tout en s'amincissant ; leur cytoplasme profond devient moins dense et se vacuolise (fig. 73 B). Dans une pupe de 42 heures, les cellules épidermiques apparaissent très étirées : elles

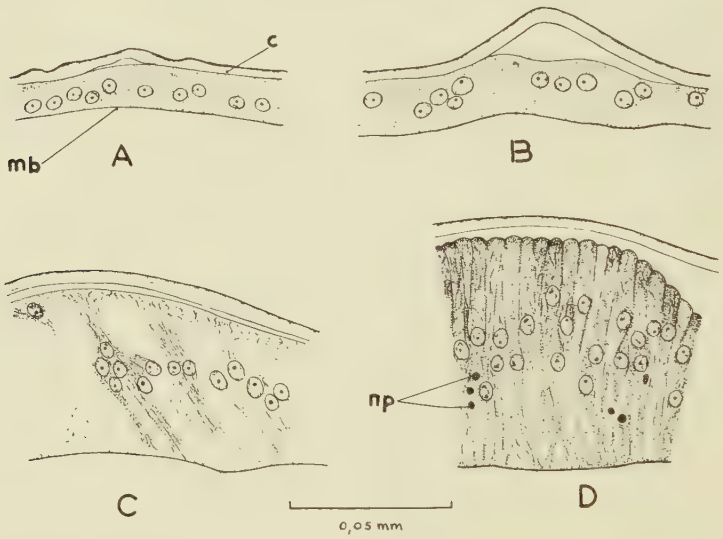


Fig. 73. — Épiderme de l'espace interantennaire. — A : « pupe » de 33 heures. — B : « pupe » de 39 heures. — C : « pupe » de 42 heures. — D : « pupe » de 48 heures (coupes transversales passant au niveau de l'insertion de l'arista).
c, cuticule ; *mb*, membrane basale ; *np*, noyaux pycnotiques.

ont un cytoplasme superficiel très dense et basophile contenant le noyau ; elles se continuent par un fin prolongement cytoplasmique qui aboutit à la membrane basale. Ces prolongements cytoplasmiques sont parfois très espacés les uns des autres. Ainsi, en de nombreux endroits, la membrane basale est libre, sans attaches avec le cytoplasme (fig. 73 C).

Lors du tassement maximum, entre 42 et 44 heures après la formation du puparium, les cellules épidermiques toujours très étirées se rapprochent davantage les unes des autres, et se serrent au point que leurs noyaux se répartissent à des niveaux différents. Elles forment alors un massif de cellules très épais et dense (fig. 73 D).

b. — *Bourrelet ptilinal.*

Un bourrelet apparaît dans les pupes de 46 à 48 heures au-dessus des ébauches antennaires. C'est à partir de ce bourrelet que se différenciera le sac ptilinal. Seule l'insertion du muscle ptilino-œsophagien nous permet de délimiter, d'une manière approximative, l'emplacement présomptif du bourrelet ptilinal. Pour cette raison il n'est pas possible d'examiner, avec la même précision que dans le cas précédent, les modalités de sa formation. Elles paraissent cependant être les mêmes que pour le massif cellulaire de la crête faciale. En effet, au cours de la formation du bourrelet ptilinal, les cellules présentent les mêmes changements d'aspect que ceux que l'on observe au cours du rétrécissement de l'espace interantennaire : étirement progressif, puis tassement des cellules à l'emplacement présomptif du bourrelet ptilinal (fig. 74). Ces changements sont toutefois un peu plus précoces et plus marqués que ceux des cellules de l'espace interantennaire. Ils coïncident avec un rétrécissement de la région sus-antennaire où apparaîtra le bourrelet ptilinal (fig. 70 et 71).

Nous pouvons donc penser qu'un tassement des cellules se produit au cours de la formation du bourrelet ptilinal comme dans celle de la crête faciale. Mais ici, des multiplications cellulaires interviennent également. Des mitoses apparaissent au niveau du bourrelet ptilinal ; elles peuvent être observées de la 43^{e} heure jusqu'au 3^{e} jour de la « pupaison ».

Au cours du tassement cellulaire, une migration progressive des noyaux s'effectue vers la profondeur de l'ébauche ptilinale. Les noyaux, sont répartis dans la moitié externe de l'épiderme, chez la « pupe » de 48 heures. Ils occupent toute l'épaisseur de cet épiderme chez une « pupe » de 3 jours (fig. 74 D et E). Ensuite, ils abandonnent progressivement la partie périphérique du bourrelet ptilinal et se tassent dans sa région interne (fig. 77). Dans les pupes de 4 jours, quelques chapelets de cellules persistent encore à la périphérie de l'ébauche ptilinale ; finalement ils disparaissent. Cette migration des noyaux vers la profondeur se limite à l'ébauche ptilinale et semble donc particulière à la morphogenèse de cet organe.

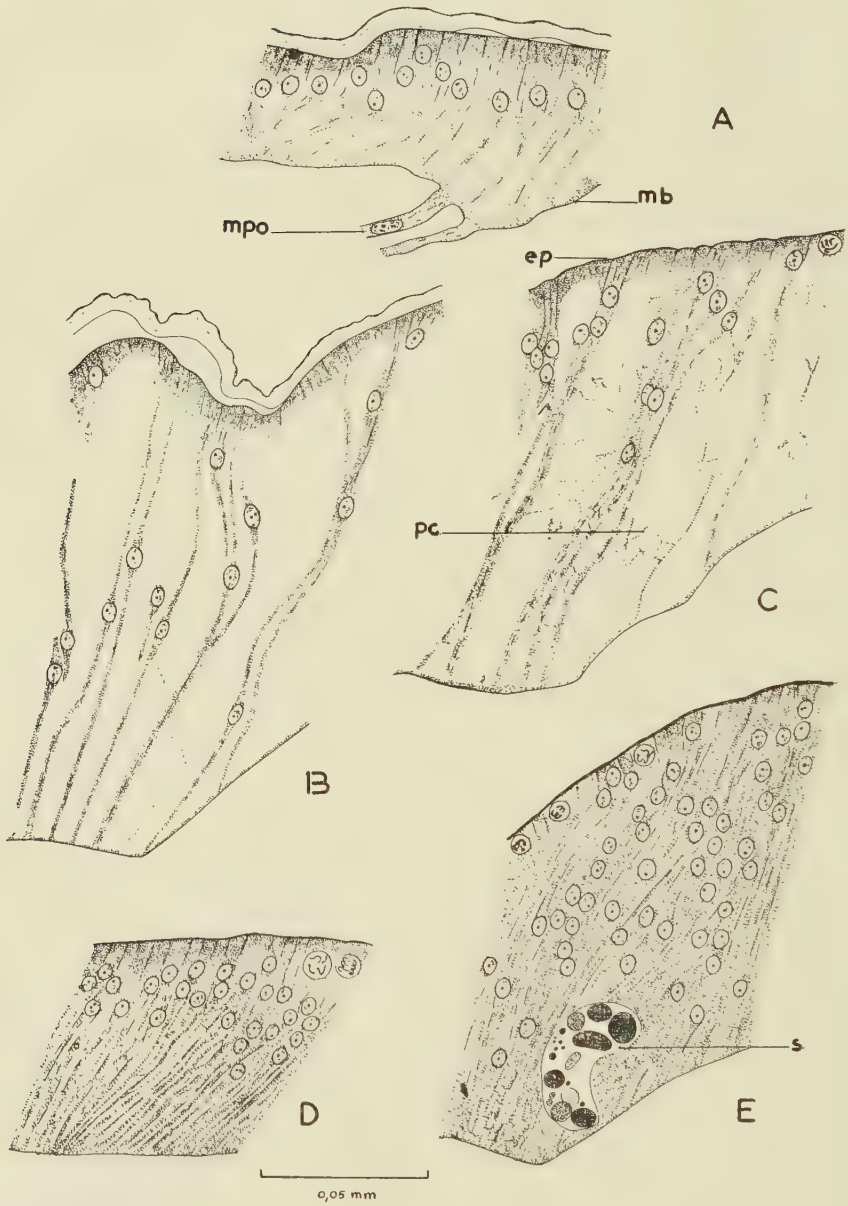


FIG. 74. — Formation du bourrelet ptilinal. — A : « pupe » de 33 heures. — B : « pupe » de 39 heures. — C : « pupe » de 44 heures. — D : « pupe » de 48 heures. — E : « pupe » de 3 jours (coupes sagittales).
ep, épicuticule ; *mb*, membrane basale ; *mpo*, muscle ptilino-œsophagien ; *pc*, pont cytoplasmique ; *s*, sphère de granules.

2. — Différenciation de la crête faciale et du ptilinum.

La crête faciale et le ptilinum vont se modeler à partir des deux régions épaissies de l'épiderme dont je viens d'expliquer la genèse.

a. — *Crête faciale.*

Dans la région interantennaire, le massif épidermique garde le même aspect jusqu'au 5e jour de la pupaison (fig. 75 A). A ce moment, un nouvel étirement des cellules épidermiques est observé. Cet étirement commence dans la région médiane de l'espace interantennaire, puis s'étend progressivement vers les parties latérales (fig. 75 B et C). Une crête saillante se forme : c'est la crête faciale. Le cytoplasme profond s'étire, tout en gardant ses attaches avec la membrane basale. En même temps les noyaux émigrent vers la périphérie, dans un cytoplasme qui reste dense et fortement basophile (fig. 75 B et C). Puis le cytoplasme profond forme un réseau (fig. 75 D) ; celui-ci, envahi par des sphères de granules, se désagrège et disparaît. Une nouvelle membrane basale vient limiter la partie épidermique restante (fig. 75 E). La paroi de la crête faciale est finalement un épiderme à l'aspect banal, formé par les noyaux et le cytoplasme périphérique de l'ancien épiderme interantennaire.

b. — *Ptilinum.*

L'invagination du bourrelet ptilinal s'accompagne de l'étalement progressif de l'ébauche. Dès le 4e jour, un pli apparaît en arrière du bourrelet ptilinal limitant la partie inférieure du vertex ; il continue latéralement le long des gênes. Deux autres plis se forment latéralement par rapport aux antennes et délimitent la future plaque faciale (fig. 76 A). Quelques heures plus tard, ils se rejoignent dans le plan sagittal au-dessus des antennes et déterminent la formation de la lunule (fig. 76 C). Ainsi, chez la « pupe » de 4 jours 15 heures deux plis, en forme de U renversé, passent l'un, en arrière et l'autre, en avant du bourrelet ptilinal. Il se rapprochent ensuite rapidement l'un de l'autre et recouvrent l'ébauche ptilinale et ses prolongements latéraux, formant ainsi les deux lèvres de la future suture ptilinale (fig. 76 D et E).

En même temps, le bourrelet ptilinal s'étale sous le vertex en un sac plus ou moins plissé. Cet étalement est très rapide : il se fait en 24 heures

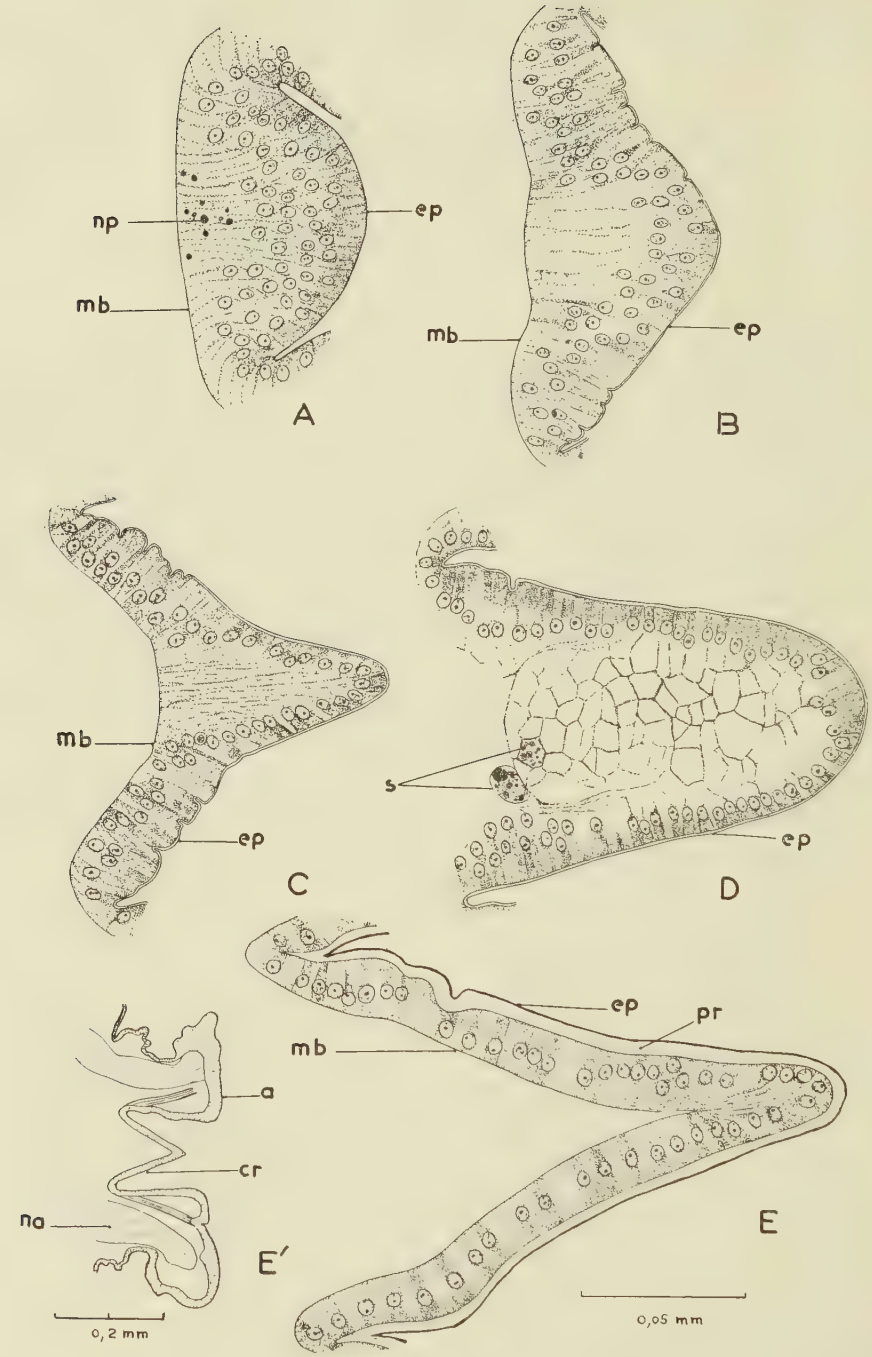


FIG. 75. — Formation de la crête faciale, coupes transversales passant au niveau du premier article antennaire. — A : « pupe» de 4 jours. — B : « pupe » de 5 jours. — C : « pupe » de 5 jours 12 heures. — D : « pupe » de 6 jours. — E : « pupe » de 8 jours. — E′ : Schéma d'une coupe transversale d'une « pupe » de 8 jours.

a, antenne ; *cr*, crête faciale ; *ep*, épicuticule ; *mb*, membrane basale ; *na*, nerf antennaire ; *np*, noyau pycnotique ; *pr*, procuticule ; *s*, sphères de granules.

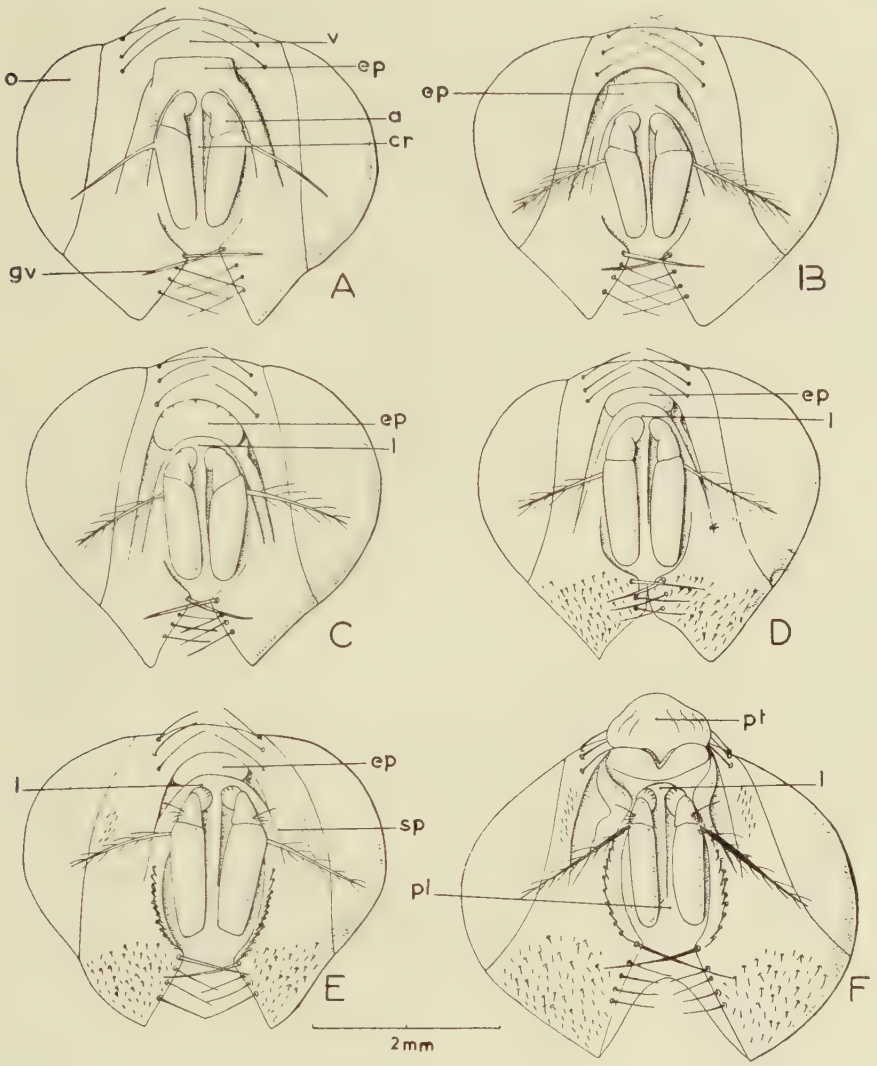


FIG. 76. — Invagination de l'ébauche ptilinale.

« Pupes » ♀ de : A : 4 jours. — B : 4 jours 10 heures. — C : 4 jours 15 heures. — D : 4 jours 20 heures. — E : 6 jours. — F : imago ♂ avec le ptilinum à moitié dévaginé.

a, antenne ; *cr*, crête faciale ; *ep*, ébauche ptilinale ; *gv*, grande vibrisse ; *l*, lunule ; *o*, œil ; *pl*, plaque faciale ; *pt*, ptilinum ; *sp*, suture ptilinale ; *v*, vertex.

au maximum. Un repli du ptilinum reste externe, à l'ancien emplacement du bourrelet ptilinal ; il empêche la fermeture complète de la suture ptilinale (fig. 76 E et 78 A).

Étude histologique. — Comme nous l'avons déjà indiqué, le bourrelet ptilinal des « pupes » de 4 jours est un épiderme formé de cellules très

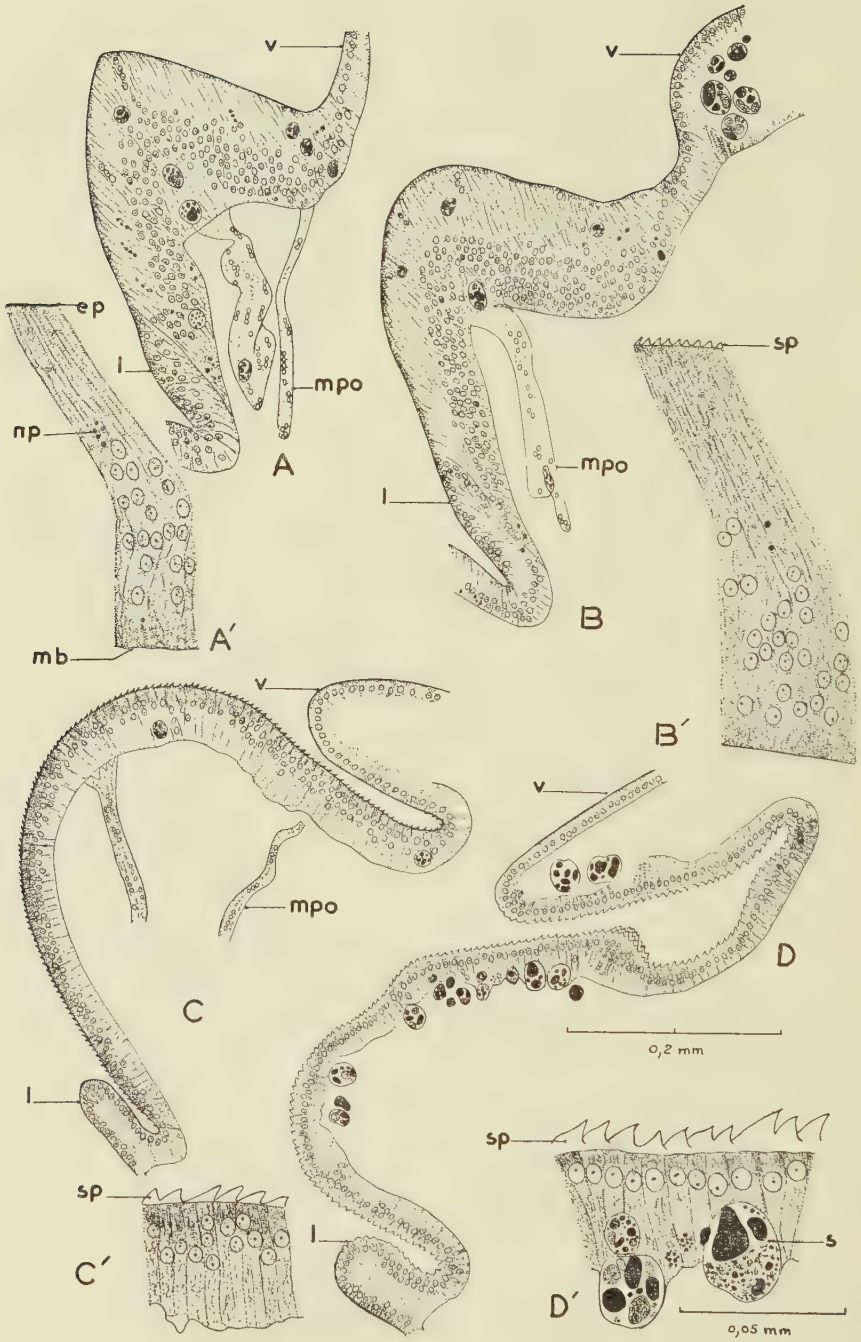


FIG. 77. — Invagination et étalement de l'ébauche ptilinale. — A, A′ : « pupe » de 4 jours. — B, B′ : « pupe » de 4 jours 5 heures. — C, C′ : « pupe » de 4 jours 10 heures. — D, D′ : « pupe » de 4 jours 15 heures (coupes sagittales).

ep, épicuticule ; *l*, ébauche de la lunule ; *mb*, membrane basale ; *mpo*, muscle ptilino-œsophagien ; *np*, noyau pycnotique ; *s*, sphère de granules ; *sp*, spinule ; *v*, vertex.

allongées, à noyaux répartis en 4 ou 5 couches dans sa partie profonde. Des noyaux pycnotiques, relativement peu nombreux, peuvent être observés ; ils indiquent un phénomène de dégénérescence. D'autre part, quelques sphères de granules ont envahi l'ébauche (fig. 77 A).

Dans les « pupes » de 4 jours 5 heures, l'ébauche ptilinale commence à s'étaler au voisinage du vertex. Les cellules se raccourcissent et en même temps s'élargissent, leur cytoplasme devient plus dense. Les noyaux se rapprochent de la périphérie et ne se répartissent plus qu'en

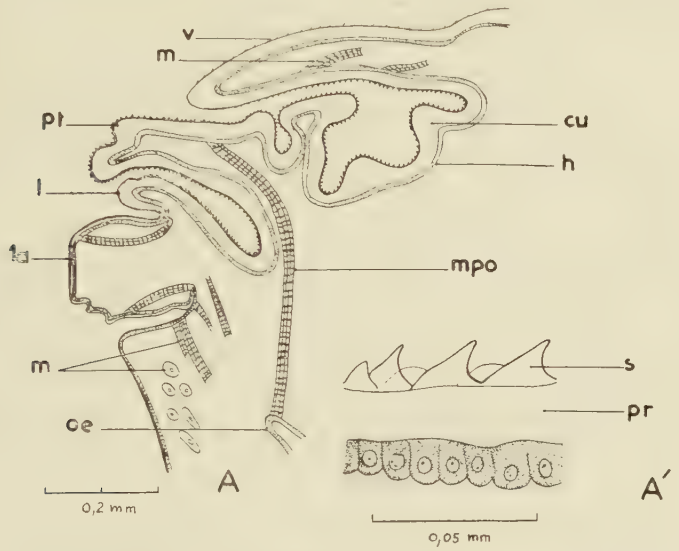


FIG. 78. — A : Coupe sagittale du ptilinum d'une « pupe » de 9 jours (1 jour et demi avant l'éclosion de l'imago). — A' : Épiderme ptilinal d'une « pupe » de 9 jours.

1*a*, premier article antennaire ; *cu*, cuticule ; *h*, épiderme ; *l*, lunule ; *m*, muscles ; *mpo*, muscle ptilino-œsophagien ; *œ*, œsophage ; *pr*, procuticule ; *pt*, ptilinum ; *s*, spinule ; v, vertex.

une ou deux couches, au fur et à mesure que se déroule l'étalement (fig. 77 B).

Chez les « pupes » de 4 jours 10 heures, l'étalement s'est généralisé dans toute l'ébauche. Les noyaux sont répartis sur une ou deux couches seulement, dans tout l'épiderme ptilinal. Celui-ci présente une forte condensation du cytoplasme périphérique. L'épaisseur de l'épiderme ptilinal est devenue uniforme dans l'ébauche, mais elle est encore relativement grande (fig. 77 C). L'étalement se poursuit encore, mais plus faiblement, dans les 10 à 15 heures qui suivent. A la fin du processus, quelques sphères de granules ont envahi la partie profonde de l'épiderme (fig. 77 D).

L'étalement est achevé 5 jours après la pupaison. Le ptilinum est alors formé d'un épiderme banal, unistratifié. Une cuticule épaisse est sécrétée pendant les derniers jours de la pupaison (fig. 78).

3. — Conclusion.

La morphogenèse du ptilinum et celle de la crête faciale présentent donc certains caractères communs : elles se font, l'une et l'autre, en deux étapes. Un tassement cellulaire se produit d'abord, accompagné de mitoses dans le cas de l'ébauche ptilinale ; ainsi se forme un massif épidermique épais. Au cours de leur tassement, les cellules subissent de nombreuses modifications : elles s'étirent et se rétrécissent, puis elles se rapprochent les unes des autres. Par suite du tassement cellulaire, la forme générale de la tête se modifie : les ébauches antennaires, d'abord très latérales, se rapprochent l'une de l'autre et toute la région située au-dessus des antennes se rétrécit.

La crête faciale et le ptilinum se modèlent ensuite à partir de ces massifs de cellules, suivant des modalités différentes : étirement des cellules avec dégénérescence partielle du cytoplasme dans le cas de la crête faciale, simple étalement des cellules dans le cas du ptilinum. Pendant cette deuxième étape, les changements de forme affectent seulement l'ébauche du ptilinum et celle de la crête faciale.

La morphogenèse du ptilinum présente une certaine avance sur celle de la crête faciale. L'aspect histologique caractéristique du tassement cellulaire apparaît brusquement au niveau de l'ébauche ptilinale, 39 heures après la formation du puparium. Il apparaît plus progressivement et 3 heures plus tard dans la région interantennaire. En revanche, l'étalement de l'ébauche ptilinale commence 20 heures après l'apparition de la crête faciale.

Nous devons souligner l'importance des modifications de forme des cellules épidermiques au cours de la morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum. Cette plasticité remarquable des cellules épidermiques est comparable à celle que nous avions déjà observée au cours de la formation de la vésicule céphalique.

QUATRIÈME PARTIE

ORGANES SENSORIELS DE LA MOUCHE : LEUR DÉVELOPPEMENT NORMAL ; RÔLE DE L'INNERVATION SUR LEUR DIFFÉRENCIATION

Le développement des organes imaginaux des Diptères supérieurs a fait l'objet de recherches peu nombreuses, entreprises surtout en vue d'expliquer l'action de facteurs génétiques. C'est la raison pour laquelle nous ne connaissons bien la morphogenèse de l'œil que chez *Drosophila*. J'ai voulu en faire l'étude chez un autre Diptère supérieur, *Calliphora*. J'ai également essayé d'élucider la morphogenèse de l'antenne, ce qui, à ma connaissance, n'avait pas été accompli.

Après avoir observé le développement des organes imaginaux, j'ai soumis ce développement à l'analyse expérimentale. En effet, nous ne connaissons pas les facteurs qui interviennent au cours de la différenciation des ébauches imaginales. Il m'a paru intéressant de rechercher d'abord si l'innervation exerçait une influence sur la morphogenèse des organes sensoriels. D'après les travaux antérieurs, notamment ceux de Kopeč et de Pflugfelder, le développement des ommatidies apparaît plus ou moins autonome suivant les Insectes. J'ai essayé d'apprécier son degré d'autonomie chez un Diptère supérieur. J'ai poursuivi mon étude expérimentale sur l'antenne de *Calliphora*.

Chapitre VIII.

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL : ÉTUDE DESCRIPTIVE ET EXPÉRIMENTALE

Au cours de la nymphose, les ommatidies se forment à partir du disque imaginal oculaire contenu dans le sac frontal de la larve. Je reprendrai d'une façon détaillée l'étude de la différenciation des ommatidies chez *Calliphora* ; j'indiquerai les particularités de cette différenciation par rapport à ce que l'on a observé pour *Drosophila*.

Pendant la métamorphose, tandis que les ommatidies se développent, le cerveau subit de profonds remaniements et les lobes optiques se forment. J'ai recherché les influences susceptibles de s'exercer entre le système nerveux central et l'ébauche oculaire au cours du développement postembryonnaire. Pour des raisons anatomiques exposées p. 11, j'ai été amenée à faire les opérations sur des larves de *Sarcophaga*, matériel plus favorable que les larves de *Calliphora*. Etant donné que les résultats s'interprètent clairement d'après l'état final du développement chez les opérés et chez les témoins, je n'ai pas jugé utile d'exposer les étapes de la différenciation normale de l'œil chez *Sarcophaga*.

A. — Recherches descriptives sur la morphogenèse des ommatidies.

1. — Structure de l'ommatidie chez l'imago.

La structure des ommatidies a été surtout décrite chez *Drosophila*. Les résultats des différents auteurs ne s'accordent pas entièrement, les divergences portant sur le nombre des cellules visuelles et sur celui des cellules pigmentaires.

Chez les Cyclorrhaphes, l'appareil dioptrique des ommatidies est formé d'une cornée et d'un pseudocône sécrété par 4 cellules situées à sa base. Le pseudocône et ses cellules sont entourés de 2 cellules cornéagènes ou cellules pigmentaires primaires (fig. 79).

La partie rétinienne comprend 8 cellules visuelles parallèles qui apparaissent disposées autour d'un rhabdome axial. Chez *Calliphora* 6 des cellules visuelles ont leurs noyaux placés un peu au-dessous du pseudocône. Le noyau de la 7e cellule est légèrement plus interne. La 8e cellule visuelle, de taille réduite, est située à la base de l'ommatidie. Son noyau est proche de la membrane basale. Le rhabdome est formé d'un faisceau de 7 rhabdomères élaborés par la paroi interne des cellules visuelles. Ces rhabdomères fusionnent à leur extrémité distale (fig. 79). La 8e cellule, réduite, n'en possède pas.

Il y aurait seulement 6 rétinules chez *Drosophila*, d'après Krafka (1924) et Chevais (1937). Chez le même insecte, Richards et Furrow (1925) indiquent la présence de 7 cellules rétiniennes, Wolsky et Huxley (1936) comptent 8 cellules rétiniennes et 8 rhabdomères, Hertweck (1931) indique dans chaque ommatidie la présence de 8 cellules visuelles et de 7 rhabdomères. Chez la Drosophile, la description d'Hertweck est généralement acceptée (Pilkington, 1941). La constitution de la partie rétinienne de l'ommatidie apparaît donc semblable chez *Drosophila* et chez *Calliphora*.

Chaque ommatidie est entourée d'une couche de cellules pigmentaires secondaires ; les noyaux de ces cellules sont presque à la même hauteur que ceux des cellules du pseudocône (fig. 79). Contrairement à Hertweck (1931), Pilkington (1941) indique la présence de cellules pigmentaires basales. Je n'ai pas trouvé de telles cellules chez *Calliphora*.

Selon Cajal et Sanchez (1915), les 6 cellules visuelles dont les noyaux sont placés à un même niveau, enverraient des « fibres courtes » dans le periopticon, tandis que la 7e cellule enverrait une « fibre longue ». La 8e cellule visuelle ne serait pas fonctionnelle et n'aurait pas d'axone postrétinien.

2. — Différenciation des ommatidies.

On indique généralement la présence d'ébauches ommatidiennes dans le disque imaginal oculaire d'une larve âgée de *Drosophila*. Le nombre de cellules de chaque ébauche serait de 10 selon Krafka (1924) et Chen (1929), de 4 seulement selon Steinberg (1943). Chez la larve de *Calliphora*, après l'emploi d'un fixateur assez brutal, tel que le Duboscq-Brazil, les cellules de l'ébauche oculaire apparaissent déjà disposées par groupes. Ces groupes représentent-ils les ébauches des ommatidies ?

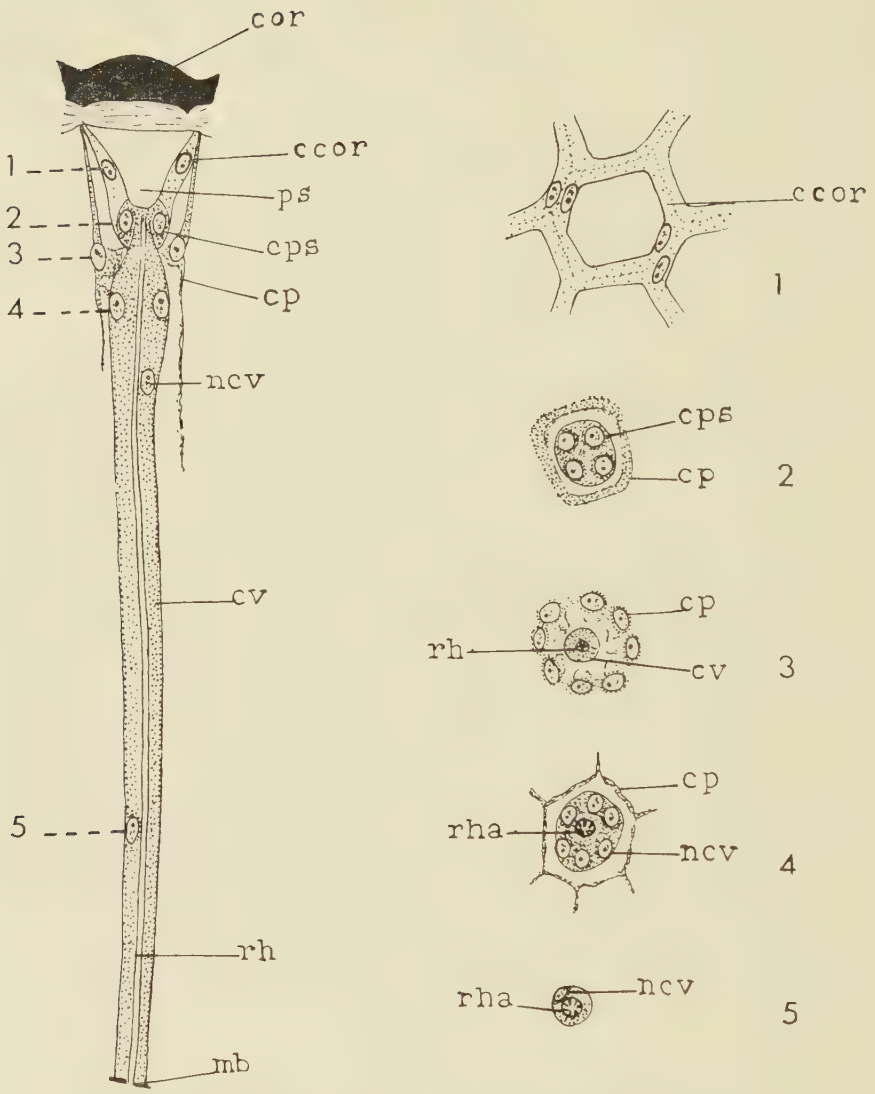


FIG. 79. — Ommatidie chez un imago (G × 650). — A gauche, coupe longitudinale d'une ommatidie. — A droite, coupes transversales passant par les différents niveaux indiqués.

ccor, cellule cornéagène ; *cor*, cornée ; *cp*, cellule pigmentaire secondaire ; *cps*, cellule du pseudocône ; *cv*, cellule visuelle ; *mb*, membrane basale ; *ncv*, noyau d'une cellule visuelle ; *ps*, pseudocône ; *rh*, rhabdome ; *rha*, rhabdomère.

Il me paraît difficile de l'affirmer avec certitude, d'autant plus qu'il n'est pas possible de déterminer le nombre exact de cellules composant chaque groupe.

Un jour avant la formation du puparium, les cellules de l'ébauche

oculaire de la larve de *Calliphora* sont toutes semblables et l'on ne peut distinguer les trois catégories cellulaires touvées par PILKINGTON (1941) à l'intérieur du disque imaginal oculaire chez les larves âgées de *Drosophila*.

Chez les « pupes » cryptocéphales, la structure de l'ébauche oculaire ne présente pas de changements. Les mitoses sont toujours nombreuses à l'intérieur de l'ébauche, du côté de la cavité du sac frontal. La dégénérescence de certaines des cellules est soulignée par la présence de noyaux pycnotiques parfois assez nombreux.

Après la dévagination de la vésicule céphalique (« pupe » de 33 h.), l'ébauche de l'œil apparaît constituée de cellules très allongées, disposées en groupes. Elle a la forme d'une cupule. L'épaisseur de sa paroi peut atteindre 60 à 70 μ au centre ; elle diminue vers les bords (30 μ). L'ébauche oculaire n'a pas encore sa taille définitive, elle occupe sur la tête une surface encore restreinte. Pendant les heures suivantes, les groupes de cellules deviennent plus courts et plus larges, amenant ainsi un étalement de l'ébauche oculaire.

Dans les « pupes » de 44 heures, les ébauches des ommatidies sont bien distinctes. Les axones post-rétiniens sont présents. Entre les ébauches des ommatidies, peuvent être observées des cellules qui, d'après leur évolution ultérieure, sont les futures cellules pigmentaires secondaires (fig. 80 A). Elles sont allongées et entourent les ébauches ommatidiennes sur toute leur longueur. Les noyaux de ces cellules pigmentaires secondaires sont situés près de la membrane basale, et sont disposés en deux ou trois couches. Je n'ai pu déterminer le nombre exact des noyaux de l'ébauche ommatidienne. A la périphérie de l'ébauche oculaire, nous trouvons des mitoses. Celles-ci cesseront 54 heures après la formation du puparium.

Dans les « pupes » de 3 jours (fig. 80 B), chaque ébauche ommatidienne comporte deux cellules cornéagènes entourant, sur toute leur longueur, les cellules visuelles et les cellules du pseudocône. Ces dernières doivent, vraisemblablement, être déjà au nombre de 4. Les noyaux des 8 cellules visuelles ne sont pas encore disposés régulièrement autour de l'axe de l'ébauche, mais ils sont tassés les uns contre les autres. Les cellules pigmentaires secondaires qui entourent chaque ébauche sont au nombre de 6.

Dans les « pupes » de 4 jours (fig. 80 C), les noyaux des cellules visuelles sont tous placés au même niveau, autour d'une formation axiale peu colo-

rable. Les noyaux des 4 cellules du pseudocône sont très proches de la surface de l'œil. Les 2 cellules cornéagènes très grandes, à cytoplasme peu colorable, entourent à la fois les cellules du pseudocône et les cellules visuelles. Leurs noyaux sont à peu près au même niveau que ceux de ces

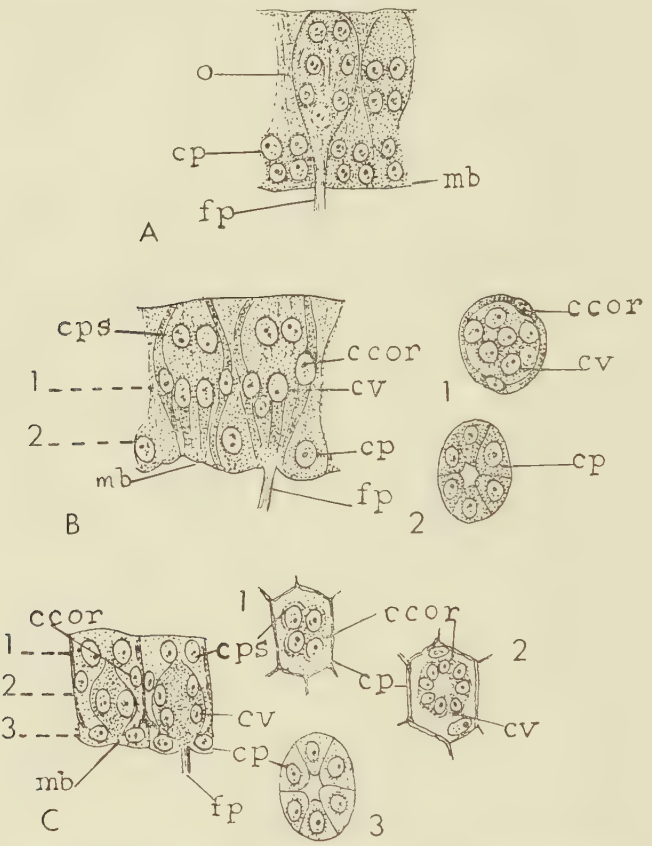


Fig. 80. — Différenciation des ommatidies. — Coupes longitudinales et coupes transversales passant par les différents niveaux indiqués (G × 650).

A : « pupe » de 44 heures. — B : « pupe » de 3 jours. — C : « pupe » de 4 jours.

ccor, cellule cornéagène ; *cp*, cellule pigmentaire secondaire ; *cps*, cellule du pseudocône ; *cv*, cellule visuelle ; *fp*, fibres post-rétiniennes ; *mb*, membrane basale ; *o*, ébauche d'ommatidie.

dernières cellules. Les cellules pigmentaires secondaires sont très étirées et étroites, sauf à leur base où elles sont élargies, au niveau du noyau. Toujours au nombre de 6 par ommatidie, elles apparaissent disposées, dans une coupe transversale, en un hexagone qui entoure l'ébauche de l'ommatidie.

Pendant les 24 heures suivantes, les changements à l'intérieur de

l'ébauche sont faibles. Les noyaux des différents éléments conservent, les uns par rapport aux autres, à peu près les mêmes rapports topographiques. Dans une pupe de 4 jours 15 heures (fig. 81 A), les noyaux des

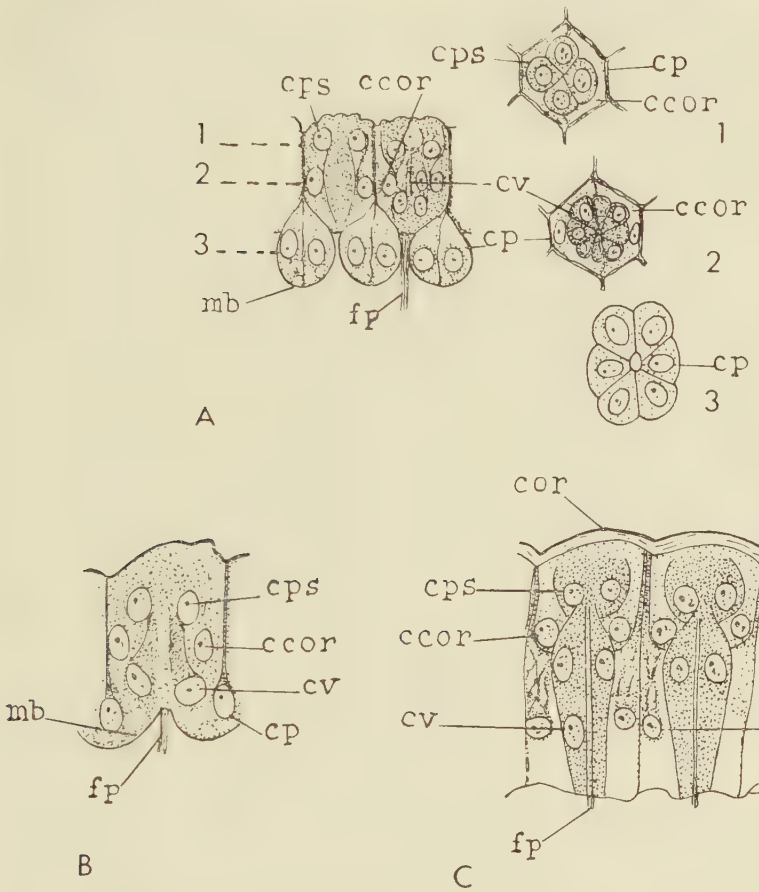


Fig. 81. — Différenciation des ommatidies (suite). — Coupes longitudinales et transversales passant par les différents niveaux indiqués (G. × 650). — A : « pupe » de 4 jours 15 heures. — B : « pupe » de 5 jours. — C : « pupe » de 5 jours 8 heures.

ccor, cellule cornéagène ; *cor*, cornée ; *cp*, cellule pigmentaire secondaire ; *cps*, cellule du pseudocône ; *cv*, cellule visuelle ; *fp*, fibres post-rétiniennes ; *mb*, membrane basale.

cellules visuelles disposées autour de l'axe de l'ommatidie ne se trouvent plus tous à la même hauteur. Les cellules pigmentaires secondaires se sont gonflées à leur base, autour du noyau ; leur cytoplasme apparaît fortement vacuolaire. La largeur de chaque ébauche a augmenté, les cellules sont plus grandes et l'on peut distinguer assez facilement leurs limites, en particulier celles des deux cellules cornéagènes.

Ces dernières occupent, du côté externe de l'œil, toute la largeur de l'ommatidie, mais du côté interne elles forment une sorte de manchon qui entoure les autres cellules de l'ébauche ommatidienne. Ce sont elles qui sécréteront la cornée.

A partir du 5e jour de la « pupaison », l'allongement des ébauches ommatidiennes commence, d'une façon variable suivant les catégories de cellules. Les rapports topographiques se modifient alors à l'intérieur de

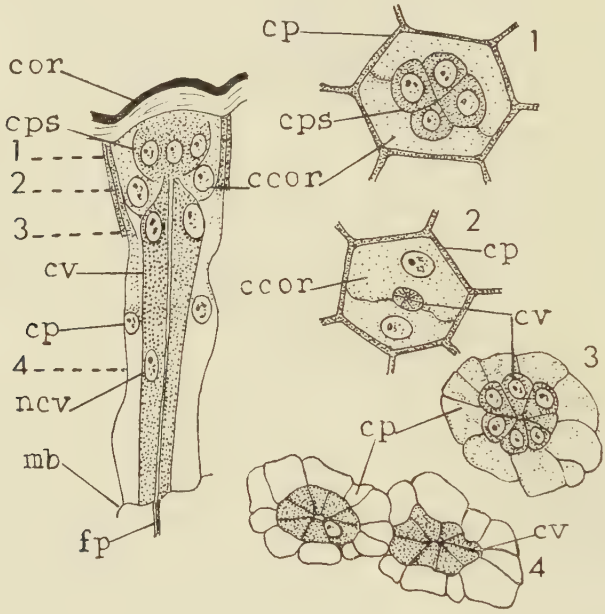


Fig. 82. — Ébauche ommatidienne d'une « pupe » de 5 jours 16 heures. Coupes longitudinale et transversales (G × 650).

ccor, cellule cornéagène ; *cor*, cornée ; *cp*, cellule pigmentaire secondaire ; *cps*, cellule du pseudocône ; *cv*, cellule visuelle ; *fp*, fibres post-rétiniennes ; *mb*, membrane basale ; *ncv*, noyau d'une cellule visuelle.

l'ébauche ommatidienne. Cet allongement intéresse essentiellement les cellules visuelles, ou plus exactement 7 d'entre elles, car la 8e s'allonge peu, et reste limitée à la base de l'ébauche (fig. 81 et 82). La longueur des cellules de l'appareil dioptrique varie peu. Désormais les cellules cornéagènes n'entourent plus les cellules visuelles sur toute leur longueur, mais uniquement dans leur partie distale. Les cellules pigmentaires conservent à peu près la même longueur, si bien que leurs noyaux se trouvent reportés de plus en plus loin de la membrane basale (fig. 81 et 82). Elles ont un cytoplasme très vacuolaire, excepté dans leur partie tout à fait

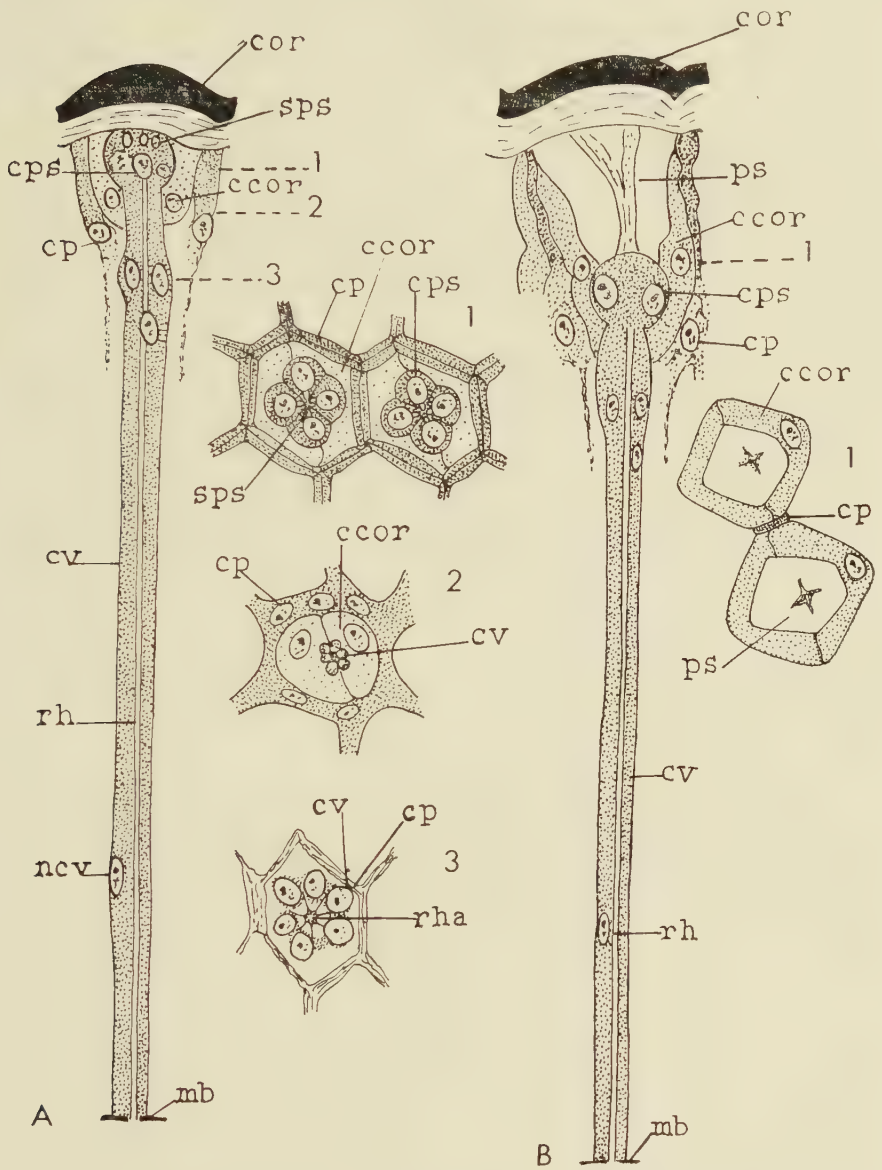


FIG. 83. — Sécrétion du pseudocône. — Coupes longitudinales et transversales d'ommatidies chez une « pupe » de 10 jours (A) et chez un imago à l'éclosion (B) (G × 650).

ccor, cellule cornéagène ; *cor*, cornée ; *cp*, cellule pigmentaire secondaire ; *cps*, cellule du pseudocône ; *cv*, cellule visuelle ; *mb*, membrane basale ; *ncv*, noyau d'une cellule visuelle ; *ps*, pseudocône ; *rh*, rhabdome ; *rha*, rhabdomère ; *sps*, sécrétion du pseudocône.

distale. Elles restent longtemps reliées à la membrane basale par de très fins prolongements cytoplasmiques.

Dans une « pupe » de 9 jours, les ommatidies ont acquis leur taille définitive. Les rhabdomères sont présents, mais il n'y a pas encore de pseudocône.

Dans une « pupe » de 10 jours (fig. 83 A) les limites entre les cellules pigmentaires sont particulièrement nettes. 6 cellules pigmentaires forment autour de chaque ommatidie un manchon de section hexagonale, doublé par 6 cellules pigmentaires appartenant aux 6 ommatidies adjacentes.

Le 10e jour après la formation du puparium, les cellules du pseudocône commencent à sécréter le cône cristallin. Dans chaque cellule du pseudocône une goutte de sécrétion apparaît au-dessus et au niveau du noyau (fig. 83 A). Cette sécrétion augmente pendant les dernières heures qui précèdent l'éclosion. Chez une mouche qui vient d'éclore, la partie centrale du pseudocône contient des restes cytoplasmiques qui disparaissent ensuite (fig. 83 B et 79). La croissance du pseudocône repousse vers l'intérieur les cellules sécrétrices dont les noyaux acquièrent alors leur position définitive, au-dessous de ceux des cellules cornéagènes.

3. — Conclusion.

Nous ne pouvons affirmer avec certitude à quel moment les ébauches ommatidiennes s'individualisent chez *Calliphora*. Par suite du tassement des cellules, de l'aspect identique de tous les noyaux, il ne m'a pas été possible de suivre l'évolution précoce des différents éléments de l'ommatidie. Je n'ai donc pu retrouver les indications données par Pilkington (1941) pour *Drosophila* : Selon cet auteur, il y aurait trois couches de cellules différentes : externe, intermédiaire et interne, dans l'ébauche oculaire d'une larve âgée de *Drosophila*. Peu après la formation du puparium, les cellules de la couche moyenne fourniraient, par des mitoses successives, les cellules sensorielles et les cellules du pseudocône. En ce qui concerne *Calliphora*, les cellules de l'ébauche oculaire présentent une certaine activité mitotique chez les larves âgées et pendant les 54 premières heures qui suivent la formation du puparium. Mais les mitoses restent localisées près de la surface comme dans toute ébauche imaginale. Je n'ai pu voir quelles cellules dérivaient de ces divisions.

Les cellules pigmentaires secondaires peuvent être distinguées du

reste de l'ébauche ommatidienne 44 heures après la formation du puparium. Leurs noyaux sont les plus internes, conformément à ce qu'a noté Pilkington (1941). Je n'ai pu identifier avec certitude les diverses cellules de l'ommatidie que 3 jours après la formation du puparium. A ce moment, toutes les cellules sont présentes : les cellules cornéagènes et les cellules visuelles sont entourées sur toute leur longueur par les cellules du pseudocône, et ces dernières par les cellules pigmentaires secondaires.

L'allongement des ommatidies commence 5 jours après la formation du puparium. Il porte essentiellement sur les cellules visuelles et il se révèle particulièrement important pour 7 d'entre elles. La 8e s'accroît peu et reste dans la partie distale de l'ommatidie. Par suite de cet allongement, les cellules visuelles ne sont plus entourées sur toute leur longueur par les cellules cornéagènes et par les cellules pigmentaires secondaires. Chaque ébauche ommatidienne possède une couronne de 6 cellules pigmentaires secondaires qui lui sont propres. A aucun moment du développement, je n'ai trouvé chez *Calliphora* les cellules pigmentaires basales indiquées par Pilkington chez *Drosophila*.

La sécrétion du pseudocône est très tardive : elle commence 12 heures environ avant l'éclosion de la mouche et elle s'achève lorsque la mouche sort du puparium, ou parfois même un peu après. Cette sécrétion repousse vers l'intérieur les cellules du pseudocône qui gagnent ainsi leur place définitive.

B. — Recherches expérimentales : chez Sarcophaga haemorrhoidalis Fallèn, le développement du système nerveux central et celui de l'ébauche oculaire dépendent-ils l'un de l'autre pendant la métamorphose ?

Chez les Diptères supérieurs, l'ébauche imaginale de l'œil est reliée précocement au système nerveux central par le pédoncule oculaire. Cette connexion est-elle ou non indispensable au développement ultérieur de l'œil et du cerveau ? J'ai essayé d'élucider cette question chez une larve de Diptère supérieur, un peu avant la formation du puparium.

Je rappellerai que, d'après les expériences de transplantation faites par Bodenstein (1938), les ébauches oculaires de *Drosophila* paraissent avoir un développement indépendant du cerveau : transplantées seules dans l'abdomen de larves du même âge, elles forment des ommatidies bien différenciées quoiqu'anormalement courtes.

Pour supprimer les compressions qui agissent sur les ébauches trans-

plantées et peuvent ainsi affecter leur développement, j'ai mis au point une technique qui laisse l'ébauche de l'œil en place (voir p. 11). Chez la larve du 3e stade, 2 jours avant la formation du puparium, j'ai sectionné le pédoncule oculaire entre le disque imaginal de l'œil et le cerveau. L'autre ébauche oculaire qui reste reliée au système nerveux central sert de témoin. Pour des raisons anatomiques, indiquées plus haut, j'ai dû employer au lieu des larves de *Calliphora*, celles de *Sarcophaga*. Le résultat de l'opération est vérifié par une étude histologique du sujet après son éclosion.

1. — Développement de l'ébauche oculaire isolée du cerveau.

L'étude histologique montre que du côté opéré, aucune connexion ne s'est rétablie entre le cerveau et l'œil. Néanmoins, ce dernier apparaît tout à fait normal (Pl. IV) : Sa taille est semblable à celle de l'œil témoin, les ommatidies qui le composent sont bien développées (Pl. IV). Tous les éléments ommatidiens sont présents : cornée, pseudocône, cellules visuelles et rhabdome. Les ommatidies sont entourées par les différentes cellules pigmentaires caractéristiques. La longueur des ommatidies de cet œil isolé du cerveau, est normale.

Dans l'œil témoin, les axones post-rétiniens des cellules visuelles traversent la membrane basale, puis la zone fenestrée et aboutissent à la lame ganglionnaire ou glomérule externe du lobe optique. Leur trajet est perpendiculaire à la membrane basale. Au-dessous de l'œil séparé du cerveau, nous retrouvons cette zone fenestrée mais les axones des cellules rétiniennes décrivent des trajets très variés et se terminent librement, sans entrer en rapport avec les dendrites d'autres cellules nerveuses (Pl. IV, 3). Ce résultat démontre bien la croissance centripète des fibres post-rétiniennes.

En résumé, la section du pédoncule oculaire à la fin de la vie larvaire n'empêche pas la différenciation normale de l'œil. Une liaison structurale et fonctionnelle avec le cerveau n'est donc pas nécessaire à la différenciation des ommatidies pendant la nymphose. Nous retrouvons ainsi chez *Sarcophaga*, les résultats donnés par Kopeč (1922) pour *Lymantria dispar* : après ablation du lobe optique et du cerveau chez la chenille, l'œil se développe normalement. Signalons cependant que Wolsky (1938), après ablation du lobe optique au stade nymphal chez *Bombyx mori*, observe une altération dans le développement des cellules visuelles.

2. — Développement du cerveau après section du pédoncule oculaire.

Comme je l'ai indiqué plus haut, le cerveau des Diptères supérieurs subit de nombreux remaniements au cours de la métamorphose ; certaines parties dégénèrent, d'autres se développent. En particulier, les lobes optiques se différencient et acquièrent leur structure caractéristique. Ces lobes optiques doivent-ils être en connexion avec l'ébauche oculaire pour pouvoir se différencier, ou se développent-ils d'une manière autonome ?

L'expérience précédente, dans laquelle je sectionnais le pédoncule oculaire reliant le cerveau à l'ébauche de l'œil, fournit la réponse à cette question. Nous avons vu que, l'œil séparé du cerveau se développe normalement. Au contraire, l'étude histologique, démontre d'une façon catégorique l'absence des trois constituants du lobe optique situé du côté opéré : glomérule externe ou lame ganglionnaire, glomérule moyen et glomérule interne (Pl. IV, 3). Or mon opération ne lèse en aucun cas l'ébauche du lobe optique.

D'après mes expériences, il semble donc que le lobe optique ne puisse se développer au cours de la métamorphose que si ses connexions avec l'ébauche oculaire sont intactes chez la larve. Je dois toutefois signaler que les observations faites par Power (1943), chez les mutants eyeless de *Drosophila*, ne concordent pas avec mes résultats. Chez les individus dépourvus complètement d'yeux, Power ne constate pas une absence totale mais seulement une hypoplasie du lobe optique. L'explication de cette divergence entre deux Diptères supérieurs me semble difficile à donner actuellement. Les résultats obtenus avec d'autres Insectes sont d'ailleurs très divers : après ablation des yeux, les lobes optiques dégénèrent chez *Notonecta* (Hémiptère) (Alverdes, 1924) ; ils se développent partiellement chez *Lymantria dispar* (Lépidoptère) (Kopeč, 1922) ; ils se différencient normalement chez *Pentatoma prasina* (Hémiptère) (Pflugfelder, 1936-1937).

Chapitre IX.

ÉTUDE DESCRIPTIVE DE LA MORPHOGENÈSE DE L'ANTENNE

Avant d'indiquer les principales étapes du développement de l'ébauche antennaire pendant la nymphose, je décrirai l'antenne imaginale de *Calliphora* et plus particulièrement les organes sensoriels qu'elle possède : organe de Johnston et saccules.

A. — L'antenne imaginale.

L'antenne des Calliphorides est formée de 6 articles : le 1er, ou scape, est de forme annulaire, le 2e, ou pédicelle, est conique, le 3e article est le plus développé. Vers sa base, s'insère l'arista formée des 4e, 5e, 6e articles (fig. 86 F). L'antenne est plus trapue chez les femelles que chez les mâles.

Le scape contient des muscles, le pédicelle renferme l'organe de Johnston, dont le rôle n'est pas complètement élucidé. Les parois du 3e article sont creusées de saccules, petites cavités tapissées de sensilles ; ce sont des organes de l'odorat (fig. 84).

1. — Le pédicelle : l'organe de Johnston.

Le pédicelle contient essentiellement l'organe de Johnston. Berlese (1909) le figure schématiquement chez *Calliphora*. Eggers (1924 et 1928) en donne une description histologique peu détaillée. J'ai donc repris cette étude chez *Calliphora erythrocephala*, où l'organe de Johnston présente de nombreuses analogies avec celui de *Borborus equinus* (Cyclorrhaphe haplostomate), décrit par Debauche (1936).

a. — *Disposition des scolopidia.*

Les scolopidia de l'organe de Johnston sont disposés plus ou moins en éventail. Distalement, ils s'attachent à la membrane arthrodiale, membrane d'articulation entre le pédicelle et le troisième article antennaire. Proximalement, ils sont reliés à la paroi du pédicelle sur presque

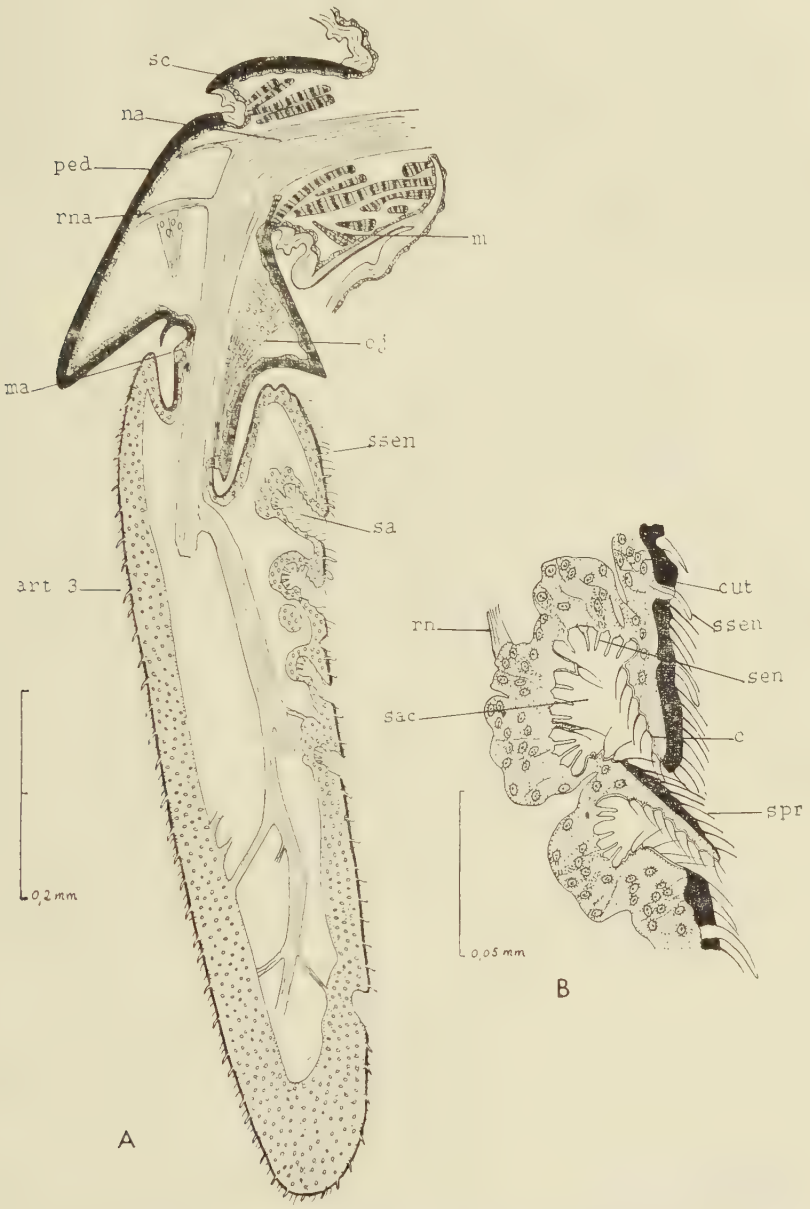


FIG. 84. — A : Antenne d'un imago, coupe sagittale. — B : Dessin agrandi de 2 saccules.
art 3, troisième article ; *c*, col ; *cut*, cuticule ; *m*, muscle ; *ma*, membrane arthrodiale ; *na*, nerf antennaire ; *oj*, organe de Johnston ; *ped*, pédicelle ; *rna*, ramification du nerf antennaire ; *sa*, saccule ; *sc*, scape ; *sen*, sensille du saccule ; *spr*, soie de protection ; *ssen*, soie sensorielle.

toute sa hauteur. Les scolopidia ne sont pas disposés en groupes distincts ou scoloparia, mais forment, autour du nerf antennaire, un manchon ouvert médio-ventralement.

L'innervation de l'organe de Johnston se fait par trois paires de ramifications du nerf antennaire ; la première paire se détache dès l'entrée du nerf dans le pédicelle (fig. 84), les deux autres à des niveaux plus distaux. Ces ramifications ont environ 15 à 20 μ de diamètre ; elles s'étalent entre la paroi du pédicelle et les cellules sensorielles des scolopidia.

b. — *Cytologie de l'organe de Johnston* (fig. 85).

Un scolopidium comporte trois cellules associées : sensorielle, moyenne et distale. Ces deux dernières gainent le corps scolopal. La cellule sensorielle, bipolaire, est en rapport d'une part avec le nerf antennaire, et d'autre part avec le corps scolopal. Son prolongement distal contient un filament axial qui se termine dans le corps scolopal. Dans les scolopidia amphinématiques, comme ceux de l'organe de Johnston de *Calliphora*, le corps scolopal se prolonge à son tour par un filament terminal qui aboutit à la paroi.

Dans l'organe de Johnston de *Calliphora* les noyaux des trois catégories de cellules des scolopidia sont disposés en trois couches à peu près parallèles. Les scolopidia sont attachés à la paroi du pédicelle par des fibres de soutien : celles-ci s'insèrent à la face interne de la cuticule, traversent l'épiderme et entourent les cellules sensorielles.

Les *cellules sensorielles* sont allongées. Les noyaux, situés dans leur partie proximale, sont gros et contiennent de nombreux granules chromophiles très fins. Le cytoplasme est faiblement colorable et légèrement granuleux. Il n'est pas possible de distinguer les limites cellulaires dans la région proximale où les cellules sont très serrées les unes contre les autres. Mais dans leur partie distale, les cellules sensorielles se rétrécissent et forment chacune un prolongement bien distinct qui se dirige vers un corps scolopal.

Les *cellules moyenne et distale* gainent le corps scolopal. La cellule moyenne entoure également le prolongement de la cellule sensorielle. Les noyaux des cellules moyennes ont une distribution un peu irrégulière. Ils sont nettement plus petits que ceux des cellules sensorielles et contiennent des éléments chromophiles assez gros. La limite entre le prolongement de la cellule sensorielle et la cellule moyenne est peu visible sur

une coupe longitudinale. Sur des coupes transversales, on peut distinguer, parfois, le prolongement de la cellule sensorielle comme une zone centrale plus claire, entourée d'une zone légèrement plus colorable dans laquelle se trouve le noyau de la cellule moyenne (fig. 85, 1).

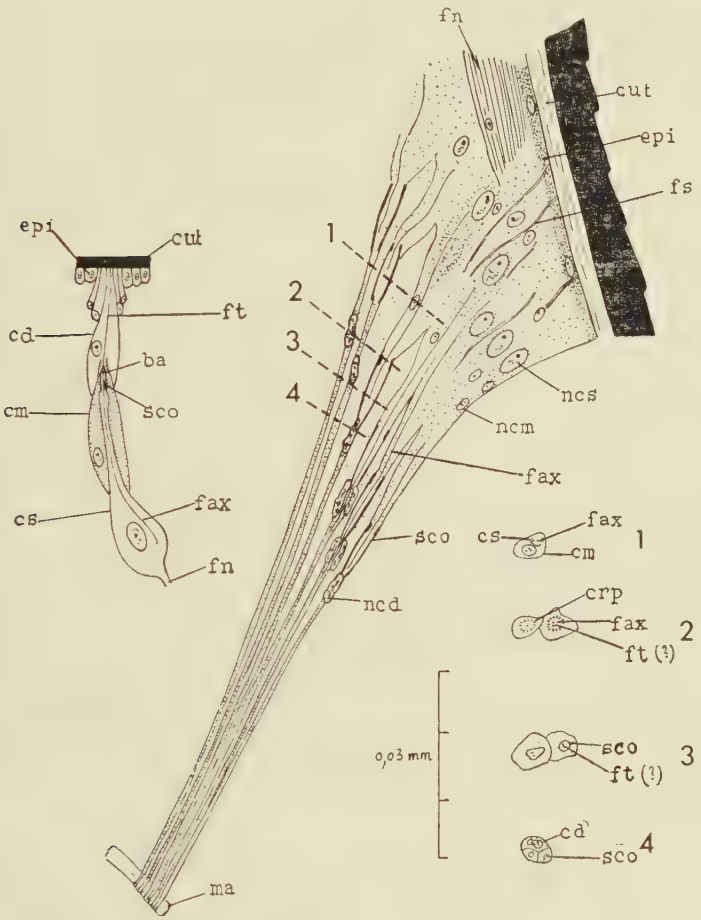


FIG. 85. — A gauche, schéma d'un scolopidium d'après SNODGRASS (1926). — A droite, scolopidia de l'organe de Johnston chez *Calliphora erythrocephala*. Coupes longitudinale et transversales passant par les niveaux indiqués.

ba, bouton apical ; *cd*, cellule distale ; *cm*, cellule moyenne ; *crp*, crête pariétale ; *cs*, cellule sensorielle ; *cut*, cuticule ; *epi*, épiderme ; *fax*, filament axial ; *fn*, fibre nerveuse ; *fs*, fibre de soutien ; *ft*, filament terminal ; *ma*, membrane arthrodiale ; *ncd*, noyau d'une cellule distale ; *ncm*, noyau d'une cellule moyenne ; *ncs*, noyau d'une cellule sensorielle ; *sco*, corps scolopal.

Les noyaux des cellules distales sont situés à la hauteur de l'extrémité distale des corps scolopaux. Ils sont allongés et contiennent de très gros éléments chromophiles. On ne peut voir la séparation entre les cellules

moyennes et les cellules distales. Ces dernières se prolongent jusqu'à la membrane arthrodiale.

Le *corps scolopal* est nettement visible : ses parois sont relativement épaisses et fortement colorables par l'hématoxyline ferrique. L'intérieur du corps scolopal, également assez colorable, contraste avec la couleur pâle du cytoplasme des cellules moyennes et distales. Le corps scolopal est allongé (12 μ environ) ; assez large dans sa partie basale (3 μ de diamètre), il s'amincit distalement. Dans sa partie proximale, la paroi du corps scolopal présente un épaississement net en coupe longitudinale. L'étude des coupes transversales permet de voir qu'à son extrémité proximale, le corps scolopal se résout en « crêtes pariétales », comme Debauche (1936) l'avait noté pour les scolopidia de l'organe de Johnston de *Borborus equinus* (fig. 85, 2). Les crêtes pariétales sont courtes (moins de 5 μ de longueur), assez nombreuses (une quinzaine) et disposées en triangle dans les coupes transversales. La section du corps scolopal, triangulaire dans la partie proximale de ce dernier, devient circulaire plus distalement. Je n'ai pu voir si les parois se résolvent ou non en crêtes pariétales à l'extrémité distale du corps scolopal.

Un filament traverse le corps scolopal ; gainé par la cellule distale, il se continue sans doute jusqu'à la membrane arthrodiale. A la partie proximale du corps scolopal, il paraît se dédoubler en deux filaments (fig. 85, 2 et 3). Un seul d'entre eux se prolonge dans la cellule sensorielle où il se termine au niveau du noyau. Ceci concorde avec la description donnée par Debauche pour *Borborus equinus*. Selon lui, le filament qui traverse le corps scolopal serait l'homologue du filament terminal des scolopidia des autres Insectes, celui qui traverse la cellule sensorielle étant le filament axial.

2. — Le troisième article antennaire : les saccules (fig. 84 B).

Le troisième article est très développé. Sa cuticule épaisse, fortement pigmentée, hérissée de nombreuses soies microscopiques, est traversée par des soies sensorielles. De nombreuses petites cavités ou saccules sont creusées dans l'épaisseur de la paroi du troisième article.

Leidig découvrit les saccules en 1855 ; il vit leur liaison avec le nerf antennaire et les considéra comme des organes de l'odorat. Les saccules font largement saillie dans la cavité de l'antenne. Ils peuvent être simples

ou cloisonnés, formés alors de 2 ou 3 chambres. Leur plancher, recouvert d'une cuticule très mince, est tapissé de sensilles.

Les saccules communiquent avec l'extérieur par un col assez étroit dont la mince cuticule pariétale, garnie de nombreuses soies de protection, contraste avec la cuticule fortement chitinisée de la surface de l'antenne. Les cols des divers saccules ont des directions obliques par rapport à la surface antennaire. Selon Liebermann (1926), cette disposition serait favorable à la perception des odeurs.

B. — Développement de l'ébauche antennaire.

Après la dévagination de la vésicule céphalique, l'ébauche de l'antenne n'est encore que partiellement délimitée : le disque imaginal antennaire devenu maintenant externe, représente le troisième article de l'antenne. Près de son extrémité distale, est insérée l'ébauche de l'arista, déjà présente chez la larve. Les ébauches du scape et du pédicelle ne peuvent être encore nettement distinguées de l'épiderme céphalique (fig. 86 A).

Une fois que la tête est devenue externe, le développement de l'ébauche antennaire est rapide. Après une période correspondant uniquement à la croissance et au modelage de l'antenne, les organes sensoriels se différencient. Ces deux étapes du développement chevauchent un peu l'une sur l'autre.

1. — Morphogenèse de l'antenne.

a. — *Morphogenèse du troisième article.*

Chez une « pupe » de 33 heures, juste après la dévagination de la vésicule céphalique, l'ébauche du troisième article apparaît comme un épaississement ovale sur lequel l'arista s'insère subdistalement (fig. 86 A). Le troisième article va acquérir sa forme définitive par une croissance presque exclusivement limitée à sa portion distale par rapport à l'arista : cette dernière prend ainsi une position de plus en plus proximale sur le 3e article (fig. 86).

A cette croissance de l'ébauche correspond une activité mitotique intense. Les mitoses sont réparties à peu près uniformément à la surface de l'ébauche dans les pupes de 33 heures. Chez les pupes de 37 heures,

nous ne trouvons plus que quelques mitoses dans la partie proximale de l'ébauche ; elles sont, au contraire, très nombreuses distalement. Quelques heures plus tard, les multiplications cellulaires sont limitées à

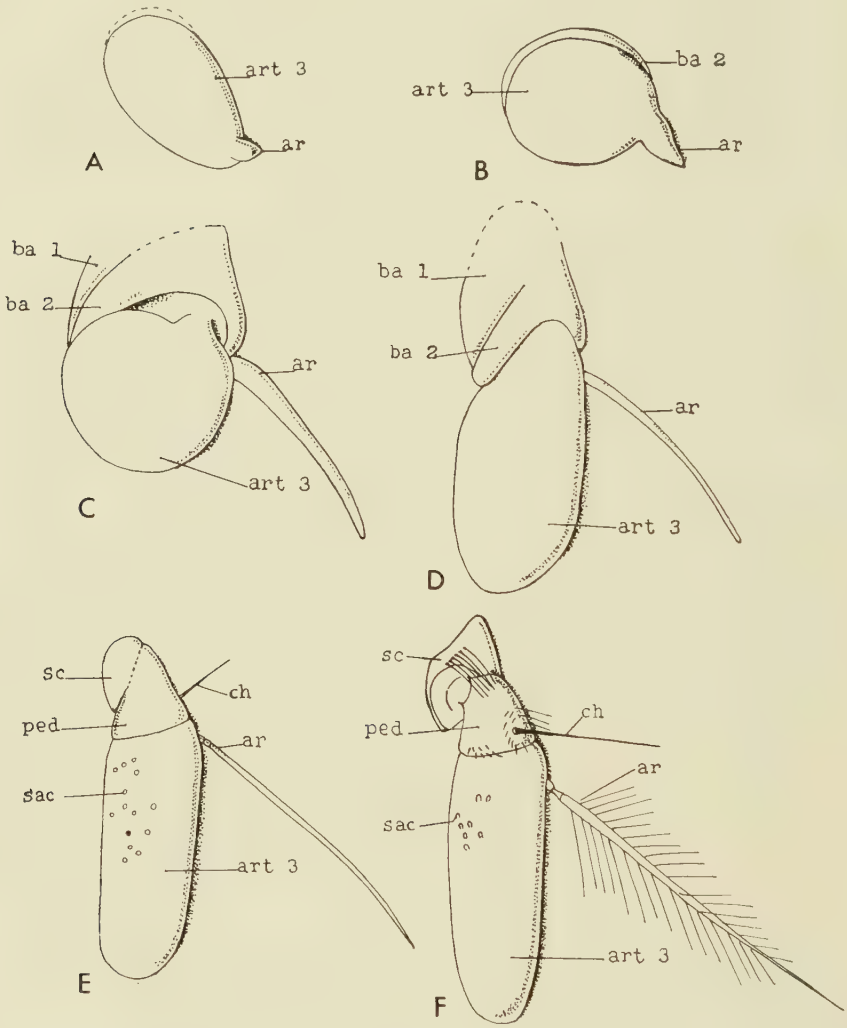


FIG. 86. — Morphogenèse de l'antenne. — Ébauches antennaires chez des « pupes » de 33 heures (A), de 37 heures (B), chez des « pupes » ♀ de 44 heures (C), de 54 heures (D), de 4 jours (E), chez un imago ♀ (F) (G × 40).

ar, arista ; *art 3*, 3e article ; *ba 1*, *ba 2*, bourrelets antennaires (ébauches du 1er et du 2e articles) ; *ch*, chaete ; *ped*, pédicelle ; *sac*, saccule ; *sc*, scape.

l'extrémité distale du troisième article. L'activité mitotique, restée importante jusqu'au troisième jour de la pupaison, cesse 12 heures plus tard.

En même temps que le disque antennaire s'allonge distalement, il se détache progressivement de la paroi céphalique. Dans les pupes de 33 heures, il adhère à l'épiderme de la tête, sur toute sa surface (fig. 87 A). Vers la 37e heure, un repli apparaît à l'extrémité distale du disque antennaire. Il est plus accentué chez une pupe de 39 heures (fig. 87 B). Ce repli remonte ensuite parallèlement à la surface du disque, formant

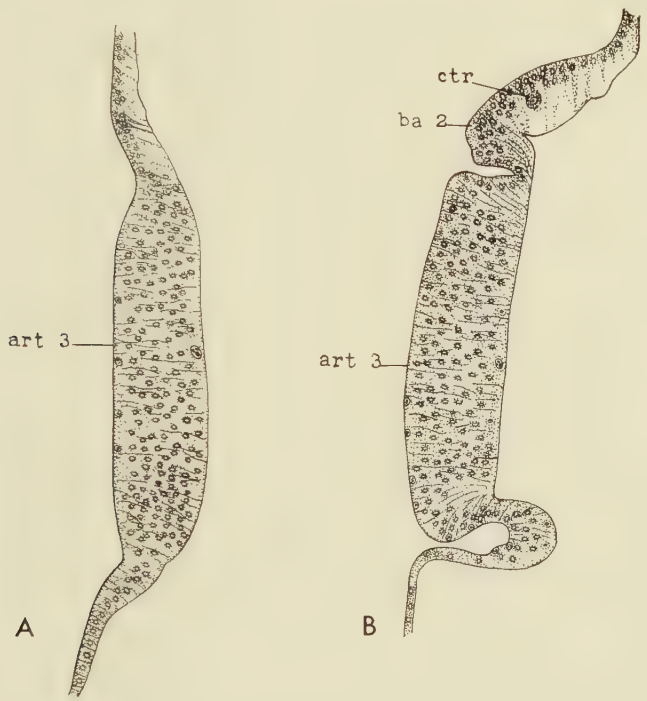


FIG. 87. — Coupes longitudinales d'ébauches antennaires chez une « pupe » de 33 heures (A) et chez une « pupe » de 39 heures (B) (G × 140).
art 3, 3e article antennaire ; *ba 2*, 2e bourrelet antennaire (ébauche du pédicelle) ; *ctr*, cellule trichogène du chaete du pédicelle.

ainsi la paroi interne de l'antenne. Il atteint le niveau de l'insertion de l'arista chez une pupe de 40 heures, et arrive jusqu'à la limite entre le pédicelle et le troisième article chez une pupe de 48-50 heures (fig. 88 B).

b. — *Morphogenèse des deux premiers articles.*

Dans les « pupes » de 33 heures (fig. 86 A), les limites des ébauches des deux premiers articles antennaires (scape et pédicelle) ne sont pas

encore visibles. Cependant, on distingue parfois, dans les « pupes » de 33 heures, un léger bourrelet de l'épiderme céphalique, au-dessus du disque antennaire. Ce bourrelet devient plus net dans une pupe de 37 heures (fig. 86 B) où il entoure l'ébauche du troisième article. Il est formé de cellules allongées, serrées les unes contre les autres. A partir de

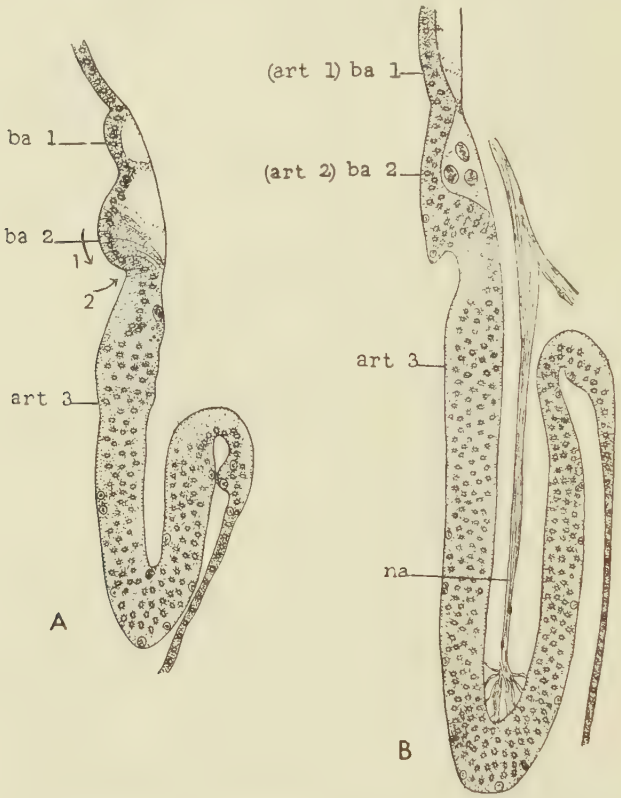


FIG. 88. — Coupes longitudinales d'ébauches antennaires chez une « pupe » de 44 heures (A) et chez une « pupe » de 48 heures (B) (G × 140).

art 1, *art 2*, *art 3*, 1er, 2e, 3me articles antennaires ; *ba 1*, *ba 2*, bourrelets antennaires (ébauches du 1er et du 2e articles) ; *ctr*, cellule trichogène du chaete du pédicelle ; *na*, nerf antennaire.

lui, l'épiderme présomptif du deuxième article se soulève par un étirement des cellules (fig. 87 B). Vers la 44e heure après la formation du puparium, un deuxième bourrelet apparaît en avant du premier ; il correspond à l'ébauche du scape (fig. 86 C et 88).

Dans ces deux bourrelets antennaires, les mitoses sont très nombreuses, surtout entre la 42e heure et le 3e jour de la « pupaison ». La partie distale de l'ébauche du pédicelle montre un nombre très élevé de mitoses.

En effet, dès la 44e heure de la « pupaison », elle commence un mouvement de recouvrement de la partie proximale du 3e article, comme l'indique la flèche 1 de la figure 88. Rappelons que chez l'imago, la base du troisième article est enchassée dans le pédicelle.

Les deux bourrelets antennaires s'accroissent ensuite et se rapprochent l'un de l'autre, au point de ne plus former qu'une masse unique dans une « pupe » de 54 heures (fig. 86 D). Seul, un léger sillon permet de distinguer les deux articles antennaires.

Jusqu'alors, les ébauches du scape et du pédicelle adhéraient sur toute leur surface à la paroi céphalique, mais chez les « pupes » de 54 heures, l'ébauche du pédicelle commence à se détacher de l'épiderme céphalique.

Le scape et le pédicelle ne s'individualisent l'un par rapport à l'autre que le 4e jour de la « pupaison » (fig. 86 E). Ils acquièrent leur forme définitive le jour suivant.

2. — Différenciation des organes sensoriels.

a. — *Différenciation de l'organe de Johnston.*

Vers la 44e heure qui suit la formation du puparium, la partie distale de l'ébauche du pédicelle entreprend deux mouvements simultanés : elle recouvre la partie proximale du troisième article et s'invagine vers l'intérieur (flèches 1 et 2 de la figure 88 A). Elle représente l'ébauche présomptive de l'organe de Johnston, dans laquelle nous observons de nombreuses mitoses. Cette ébauche précoce ne m'a pas paru innervée ; mais 4 heures plus tard, un nerf antennaire déjà important longe le pédicelle et atteint l'extrémité du troisième article. Je n'ai pu suivre sa genèse et déterminer si ce sont les fibres motrices ou sensitives qui poussent les premières.

L'ébauche de l'organe de Johnston s'accroît et devient de plus en plus saillante dans la cavité du pédicelle. Dès le troisième jour de la « pupaison », les noyaux les plus internes de l'ébauche diffèrent des autres par leur taille légèrement plus grande et la faible quantité de leurs granules chromophiles. Ce sont les noyaux des futures cellules sensorielles (fig. 89 A), tout près desquelles passent des ramifications du nerf antennaire.

Entre le 3e et le 5e jour après la formation du puparium, l'ébauche de l'organe de Johnston s'allonge vers la partie proximale du pédicelle.

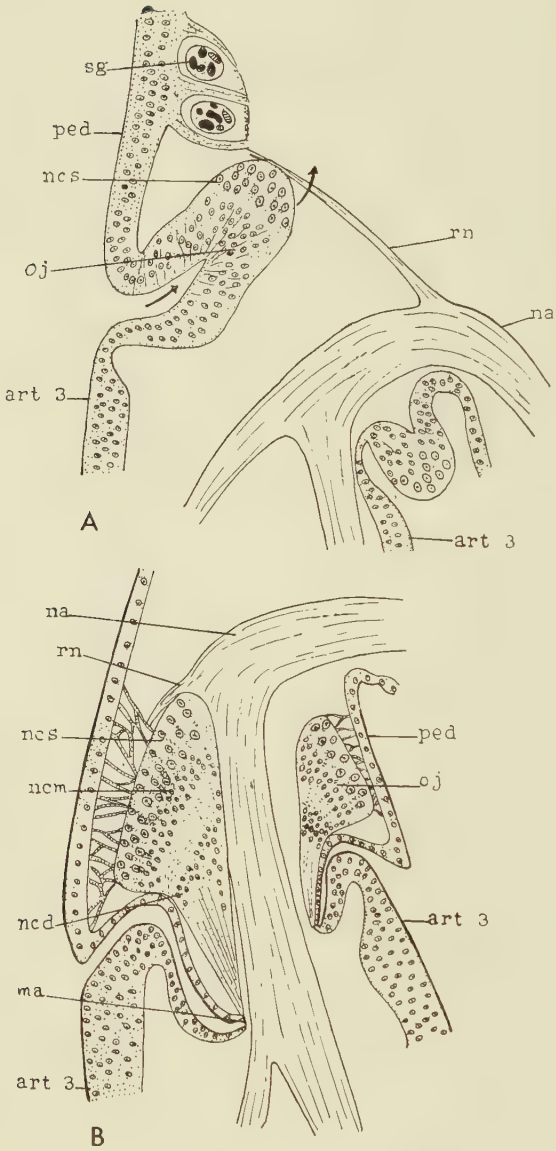


FIG. 89. — Différenciation de l'organe de Johnston. — Schémas de coupes longitudinales d'antennes de « pupes » de 3 jours (A) et de 5 jours (B) (G × 270).

art 3, 3e article ; *ma*, membrane arthrodiale ; *na*, nerf antennaire ; *ncd*, noyaux des cellules distales ; *ncm*, noyaux des cellules moyennes ; *ncs*, noyaux des cellules sensorielles ; *oj*, ébauche de l'organe de Johnston ; *ped*, pédicelle ; *rn*, ramification du nerf antennaire ; *sg*, sphère de granules.

comme par un étirement de tout l'ensemble. Les noyaux se répartissent alors en trois couches distinctes : noyaux des cellules sensorielles, des cellules moyennes et des cellules distales (fig. 89 B). L'organe de Johnston

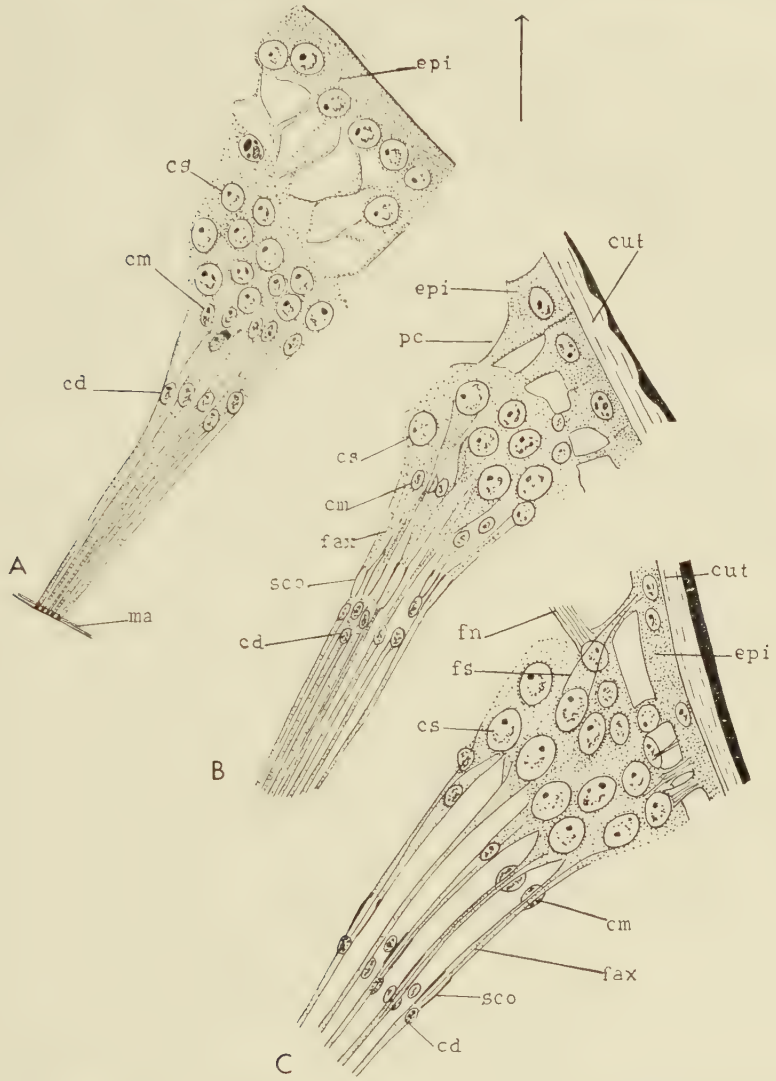


FIG. 90. — Différenciation de l'organe de Johnston (suite). — Organe de Johnston chez une « pupe » de 5 jours (A), de 6 jours (B), de 9 jours (C) (G × 830).

cd, cellule distale ; *cm*, cellule moyenne ; *cs*, cellule sensorielle ; *cut*, cuticule ; *epi*, épiderme de la paroi du pédicelle ; *fax*, filament axial ; *fn*, fibre nerveuse ; *fs*, fibre de soutien ; *ma*, membrane arthrodiale ; *pc*, pont cytoplasmique ; *sco*, corps scolopal (la flèche indique l'axe du pédicelle).

est très compact et il n'est pas possible de distinguer les ébauches des scolopidia les unes des autres. Ceci est gênant pour une étude détaillée de leur formation.

Chez une « pupe » de 5 jours (fig. 90 A), les cellules sensorielles se prolongent vers les cellules moyennes par un processus distal très baso-

phile. Au cours de l'allongement de l'ébauche de l'organe de Johnston, l'étirement avait porté sur les 3 catégories cellulaires mais plus particulièrement sur les cellules distales. Ces dernières ont une longueur qui atteint chez les « pupes » de 5 jours, à peu près la moitié de celle des scolopidia. Leur cytoplasme a pris un aspect fibrillaire. Elles se prolongent jusqu'à la limite du pédicelle et du troisième article, où apparaît la membrane arthrodiale. Les cellules distales paraissent traverser cette dernière et se terminer à un épaississement de la cuticule (fig. 90 A). Les ramifications du nerf antennaire se sont étalées entre les cellules sensorielles et la paroi du pédicelle.

Quelques heures plus tard, les corps scolopaux commencent à être sécrétés. Ils apparaissent entourés d'un cytoplasme très dense.

Chez les « pupes » de 6 jours, nous pouvons voir pénétrer dans le corps scolopal le filament qui traverse le prolongement distal des cellules sensorielles. Tous les éléments des scolopidia sont alors bien visibles (fig. 90 B).

Modification de la paroi du pédicelle en face de l'organe de Johnston. — Chez l'imago, les scolopidia s'attachent d'une part à la membrane arthrodiale, d'autre part à la paroi du pédicelle. Dès le début de leur formation, ils sont en relation avec la paroi antennaire par les cellules distales, à l'emplacement de la future membrane arthrodiale. Leur insertion proximale, sur la paroi du pédicelle, est au contraire tardive. Au cours de leur allongement, les scolopidia se rapprochent de la paroi du pédicelle, dont les cellules présentent des modifications : la partie profonde des cellules se vacuolise et s'étire chez les « pupes » de 4 jours 15 heures. Chez les « pupes » de 5 jours, l'épiderme possède un cytoplasme périphérique assez dense qui contient les noyaux et un cytoplasme profond qui forme un réseau (fig. 90 A) dans lequel pénètrent les cellules sensorielles, au fur et à mesure que l'organe de Johnston se rapproche de la paroi du pédicelle. De cette manière, des ponts cytoplasmiques relient l'épiderme et l'organe de Johnston (fig. 90 B). Ces ponts sont ensuite traversés par des fibrilles qui se prolongent entre les cellules sensorielles (fig. 90 C et 85).

b. — *Différenciation des saccules.*

Trois jours après la formation du puparium, les saccules commencent à s'ébaucher dans la paroi du troisième article, sous forme d'invaginations encore peu profondes et toujours simples (fig. 91 A'). A leur niveau,

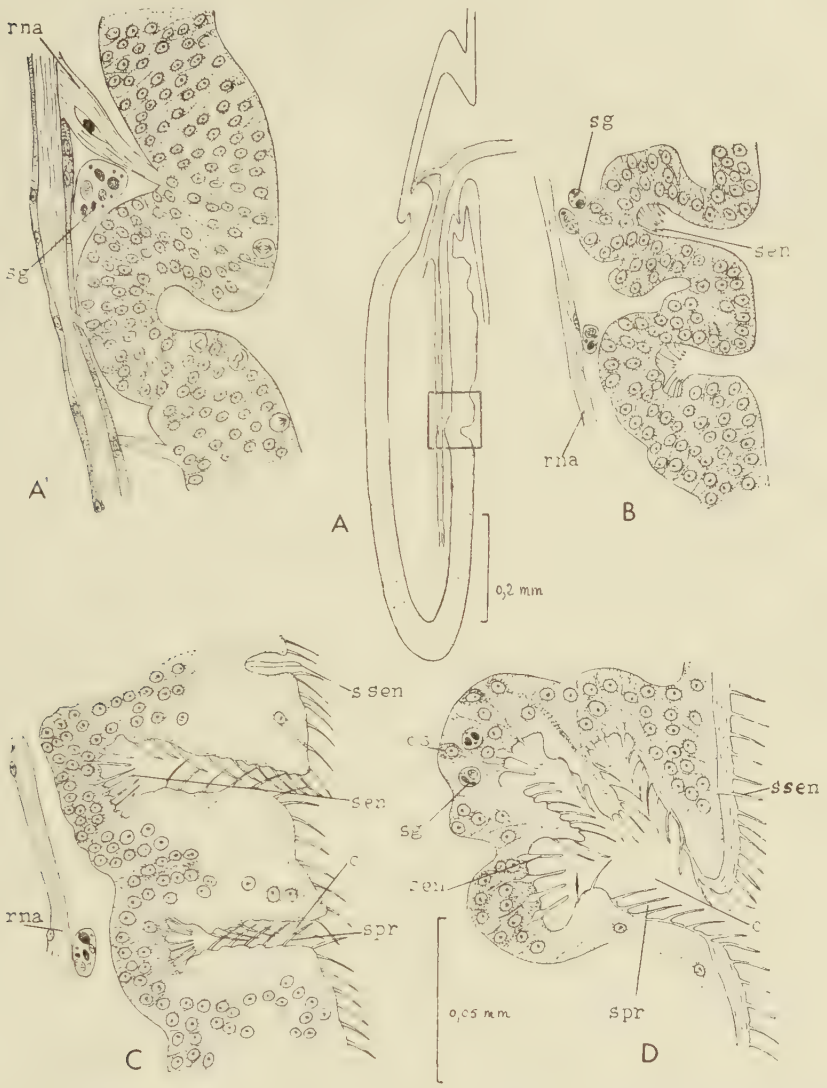


FIG. 91. — Différenciation des saccules. — A : antenne d'une « pupe » de 3 jours. La partie encadrée est représentée agrandie dans A'. — B, C, D : saccules chez des « pupes » de 4 jours, 6 jours et 8 jours. *c*, col ; *cs*, cellule sensorielle ; *rna*, ramification du nerf antennaire ; *sen*, sensille du saccule ; *sg*, sphère de granules ; *spr*, soie de protection ; *ssen*, soie sensorielle.

comme sur toute la surface du troisième article, les mitoses sont nombreuses. Les branches du nerf antennaire longent les parois du troisième article et de très nombreuses fibres pénètrent dans l'épiderme. Les saccules ne semblent pas commencer à s'invaginer tous en même temps, mais leur apparition paraît s'étaler sur plusieurs heures.

Les sensilles commencent à se former dans les saccules des « pupes » de 3 jours 12 heures. Elles ont d'abord l'apparence de filaments très colorables. Pendant les heures suivantes, les ébauches des saccules s'enfoncent rapidement vers l'intérieur de l'antenne et forment dans les « pupes » de 4 jours des invaginations profondes (fig. 91 B). En même temps, les parois qui séparent les saccules deviennent plus minces. Les soies protectrices sont visibles sur la surface antennaire 5 heures plus tard, mais elles ne le sont pas encore à l'intérieur des cols des saccules.

L'aspect des sensilles change rapidement : elles apparaissent désormais comme des bâtonnets creux, très clairs, se terminant parfois par un filament très colorable qui disparaîtra ultérieurement. De la base de chaque sensille part un tubule qui se prolonge dans le cytoplasme des cellules sensorielles, jusqu'au voisinage du noyau ; ce dernier est souvent situé dans la partie interne du saccule. Chez les « pupes » de 5 jours, les sensilles sont complètement formées. Autour de chacune d'elles, la cuticule très mince forme un petit cône.

De nombreuses soies protectrices apparaissent à l'intérieur des cols des saccules (fig. 91 C). Pendant une grande partie de la nymphose ces cols s'ouvrent perpendiculairement à la surface de l'antenne mais leur direction change ensuite. En effet, entre le 5e et le 6e jour de la « pupaison », de nombreux noyaux situés au voisinage des cols quittent la périphérie de l'épiderme. Il ne reste alors superficiellement que quelques noyaux épars et un peu de cytoplasme. Ensuite, les cols des saccules prennent une direction oblique par rapport à la surface de l'antenne. Ils s'allongent également, si bien que les saccules font désormais largement saillie dans la cavité de l'antenne (fig. 91 D).

En même temps, plusieurs saccules proches les uns des autres se groupent en un seul saccule « cloisonné » dont ils forment les chambres. Les mêmes remaniements que ceux indiqués plus haut se retrouvent dans les parois mitoyennes de certains saccules. Ils aboutissent à une résorption très progressive des parois qui deviennent finalement les cloisons séparant les diverses chambres (fig. 91 et 84 B).

c. — *Conclusion.*

Le développement de l'antenne de *Calliphora* n'avait fait jusqu'à présent l'objet d'aucun travail, du moins à ma connaissance. J'ai constaté que, lors de la dévagination de la vésicule céphalique, seules les

ébauches du troisième article et de l'arista sont visibles. Le scape et le pédicelle apparaissent seulement quelques heures plus tard comme deux bourrelets de l'épiderme céphalique. L'ébauche antennaire s'accroît et acquiert peu à peu sa forme définitive. En même temps, après avoir complètement adhéré à l'épiderme céphalique, elle s'en détache.

L'innervation n'est visible qu'assez tard dans l'ébauche de l'antenne. Le nerf antennaire présent 2 jours après la formation du puparium, s'accroît rapidement. Il est déjà très important lorsque les organes sensoriels de l'antenne commencent à se différencier, vers le troisième jour de la pupaison. L'extrémité distale du pédicelle s'invagine progressivement vers l'intérieur, puis s'allonge en direction proximale, constituant l'ébauche de l'organe de Johnston. Le tassement des cellules empêche de suivre en détail la formation des scolopidia. Les cellules sensorielles se distinguent des autres cellules par leur taille, dès le troisième jour de la pupaison. Elles sont alors en relation avec le nerf antennaire. Les corps scolopaux sont sécrétés deux jours plus tard.

Les saccules ou organes de l'odorat apparaissent, sous la forme d'invaginations de la paroi du troisième article, le troisième jour de la pupaison. A ce moment, de nombreuses fibres nerveuses pénètrent déjà dans la paroi du troisième article. Ces invaginations s'enfoncent ; certaines se groupent pour former un saccule cloisonné.

Chapitre X.

INNERVATION ET DIFFÉRENCIATION DE L'ANTENNE CHEZ CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA MEIGEN

La différenciation des organes sensoriels de l'antenne commence, nous l'avons vu dans le chapitre précédent, au cours de la nymphose, lorsque le nerf antennaire est déjà présent. Nous pouvons donc nous demander si une innervation est indispensable au développement de l'antenne. Si elle est indispensable, doit-elle être nécessairement d'origine céphalique et quel est son rôle exact ?

Pour répondre à ces questions, j'ai essayé de modifier qualitativement

et quantitativement l'innervation de l'antenne, avant que le nerf antennaire ait pu exercer une action sur le développement (Schœller, 1956 *b*, 1961).

Le nerf antennaire apparaît seulement au cours de la nymphose. J'ai alors cherché à faire varier l'innervation que recevra ultérieurement l'ébauche antennaire, en opérant sur des larves. Il aurait été souhaitable de le faire en laissant l'ébauche en place, mais cela ne m'a pas été possible. J'ai dû recourir à la méthode classique de transplantation (voir p. 10) : un ou deux sacs frontaux (contenant l'ébauche non innervée de l'antenne) sont prélevés sur une larve disséquée dans du liquide physiologique de Beadle et Ephrussi ; ils sont ensuite injectés à l'aide d'une micropipette dans l'abdomen d'une autre larve. Dans nos expériences, les hôtes et les donneurs sont des larves du même âge (3e stade, peu avant la formation du puparium). Les hôtes sont ultérieurement disséqués, soit à leur éclosion (fig. 92), soit à différentes étapes de leur nymphose. L'origine de l'innervation de l'antenne est contrôlée, puis le greffon est fixé pour une étude histologique.

Cette technique opératoire m'a permis de modifier l'innervation qualitativement et quantitativement, sans que le nerf antennaire lui-même ait pu exercer son action. Mais elle présente un inconvénient : le sac frontal transplanté ne se dévagine pas et l'ébauche antennaire reste interne dans ce sac. Elle y subit des pressions anormales et se développera en une antenne plus ou moins déformée. Cela nous gênera parfois dans l'interprétation des résultats.

A. — **Influence du mode d'innervation.**

1. — Innervation importante de l'ébauche antennaire par le nerf abdominal terminal de l'hôte.

Lors de la dissection de l'hôte à son éclosion, j'ai constaté que les sacs frontaux qui avaient été transplantés dans l'abdomen d'une larve sont toujours innervés par le nerf abdominal terminal ou l'une de ses ramifications (fig. 92). Le nerf aboutit toujours à l'antenne, quelques rares fibres nerveuses vont jusqu'au palpe maxillaire, aucune ne semble aller vers l'œil. Sans doute par suite de sa croissance importante, l'ébauche antennaire semble exercer une attraction particulièrement forte sur le nerf abdominal terminal.

Lorsque cette innervation de l'ébauche antennaire, anormale du point de vue qualitatif, est normale quantitativement, la différenciation de l'antenne est-elle typique ou non ?

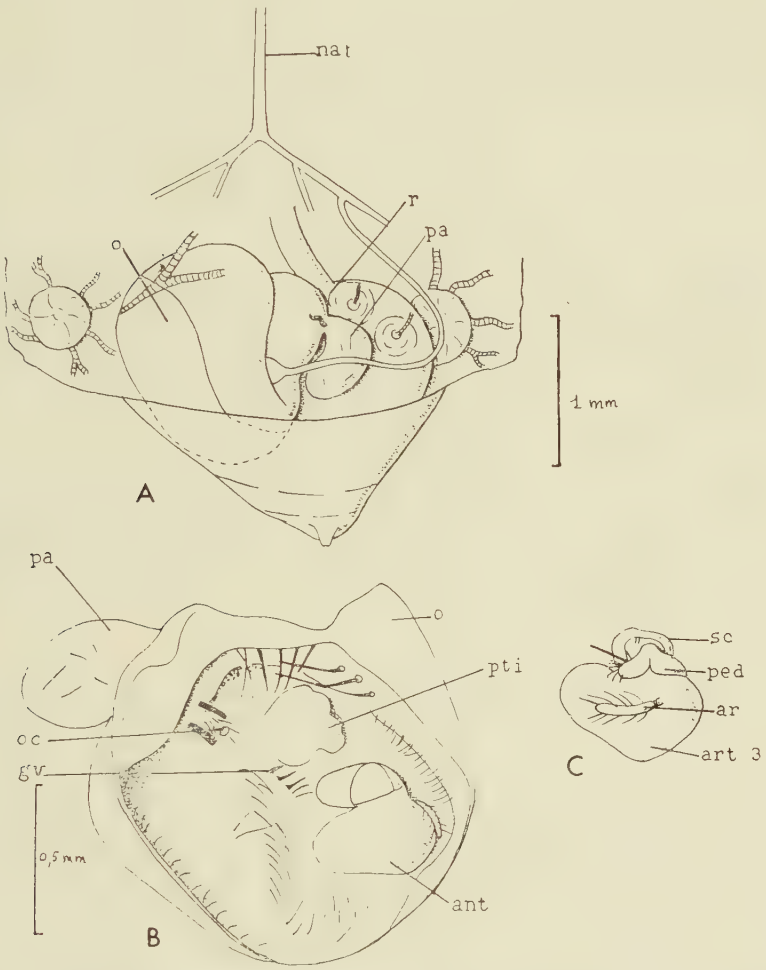


FIG. 92. — A : greffon (sac frontal) en place dans l'abdomen de l'hôte à son éclosion. — B : même greffon, ouvert pour montrer l'antenne. — C : l'antenne suffisamment innervée est bien différenciée.
ant, antenne ; *ar*, arista ; *art 3*, troisième article ; *gv*, grande vibrisse ; *nat*, nerf abdominal terminal ; *o*, œil ; *oc*, ocelle ; *pa*, palpe maxillaire ; *ped*, pédicelle ; *pti*, ptilinum ; *r*, rectum ; *sc*, scape.

A part les déformations imputables aux compressions subies pendant le développement, les antennes paraissent normales lors d'un examen externe : les articles sont bien reconnaissables, les formations cuticulaires (chaetes et soies) sont typiques (fig. 92). Sur les préparations histolo-

giques, l'aspect de la cuticule est normal pour les divers articles de l'antenne : la membrane arthrodiale est présente, l'articulation du pédicelle avec le troisième article est typique. La cuticule du 3e article est hérissée de nombreuses soies protectrices et elle est traversée par des soies sensorielles (Pl. V, 1).

Dans de très nombreux greffons, un nerf important traverse le pédicelle et l'innervation de l'organe de Johnston est alors largement suffisante. Les scolopidia ont une structure normale de même qu'une disposition régulière les uns par rapport aux autres (Pl. V, 3).

Lorsqu'un nerf, composé d'un nombre relativement grand de fibres nerveuses, pénètre dans le troisième article, il envoie d'importantes ramifications au moins vers certains groupes de saccules. Ces saccules présentent des caractères normaux quant à leur structure et à celle de leurs sensilles (Pl. V, 2) : Ils ont une cupule sensorielle bien formée, et communiquent avec l'extérieur par un col dont la cuticule est couverte de soies protectrices.

L'ébauche antennaire présente donc un développement typique alors qu'elle reçoit une innervation anormale du point de vue *qualitatif*. Ainsi la spécificité de l'innervation n'est sûrement pas indispensable à la morphogenèse de l'antenne.

2. — Variations quantitatives de l'innervation reçue par l'ébauche antennaire.

Puisque la spécificité de l'innervation n'est pas indispensable à la différenciation de l'antenne, j'ai voulu voir si les variations quantitatives de l'innervation reçue par l'ébauche antennaire de la part du nerf abdominal terminal avaient des répercussions sur le développement.

Si nous transplantons dans l'abdomen d'une même larve, non pas un seul sac frontal, mais deux sacs frontaux séparés l'un de l'autre, l'innervation s'équilibre en général (dans 93 % des cas) entre les deux ébauches antennaires. Mais dans 7 % des cas, le sac frontal le plus proche du nerf abdominal terminal attire très fortement l'innervation, ce qui empêche plus ou moins complètement celle de l'autre. J'ai pu obtenir ainsi tous les intermédiaires entre une innervation importante de l'antenne (comme dans le cas décrit plus haut) et une innervation très faible.

a. — *Innervation peu importante de l'ébauche antennaire.*

Dans quelques cas seulement, le pédicelle est faiblement innervé. Il contient alors des scolopidia, mais peu nombreux et disposés irrégulièrement, avec des corps scolopaux situés à des niveaux très différents les uns des autres (fig. 94). Néanmoins dans cette irrégularité, il m'a été difficile de faire la part entre l'insuffisance d'innervation et la déformation imposée au pédicelle par les pressions subies au cours de son développement.

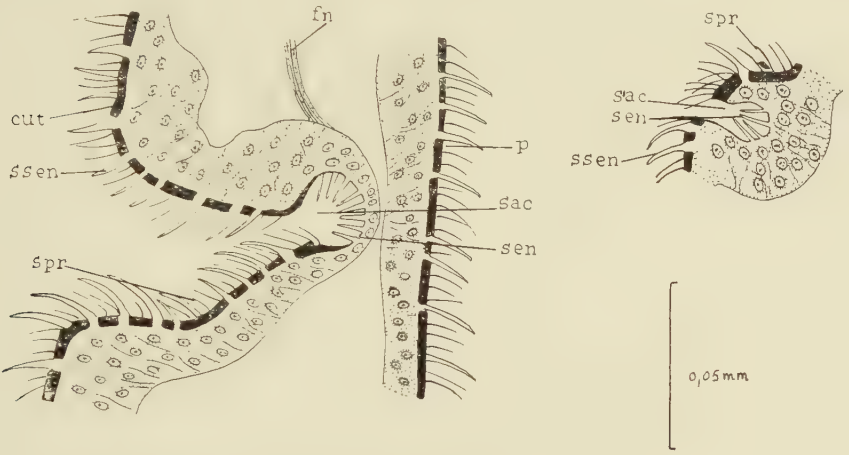


FIG. 93. — Saccules dans une région peu innervée du 3e article de l'antenne.
cut, cuticule ; *fn*, fibre nerveuse ; *p*, paroi de l'antenne ; *sac*, saccule ; *sen*, sensille du saccule; *spr*, soie de protection ; *ssen*, soie sensorielle.

J'ai observé plus fréquemment une innervation peu importante du troisième article. Après avoir traversé le pédicelle, le nerf pénètre dans le troisième article, mais souvent il n'est plus formé que de fibres peu nombreuses.

Lorsque les fibres nerveuses sont peu abondantes, elles innervent d'abord les portions proximales du troisième article, et n'atteignent pas toujours la partie distale de l'antenne. Nous trouvons alors des saccules normaux dans la partie proximale du troisième article : ils ont une cupule sensorielle proprement dite, bien formée, un col avec une cuticule d'apparence normale, bien discernable du reste de la cuticule de l'article. Cependant le col de ces saccules, au lieu d'être oblique par rapport à la surface antennaire, lui est souvent perpendiculaire.

Dans la région moyenne du troisième article, atteinte seulement par

quelques fibres nerveuses, les saccules présentent un aspect anormal. Ils sont souvent petits et contiennent un nombre réduit de cellules sensorielles et de sensilles. Ils ne possèdent pas de col caractéristique, recouvert d'une fine cuticule, mais ils s'ouvrent soit directement à l'extérieur, soit au fond d'une invagination parfois très profonde de la surface antennaire, reconnaissable à sa cuticule épaisse traversée par de nombreuses soies sensorielles (fig. 93). Ces invaginations fréquentes de la surface antennaire semblent toujours être en rapport avec la présence de saccules.

Ces anomalies dans la structure des saccules m'ont paru liées à une insuffisance de l'innervation, bien qu'il ne m'ait pas toujours été possible de savoir quelle part il fallait attribuer aux déformations subies au cours du développement par l'ébauche antennaire transplantée.

b. — *Absence d'innervation dans la totalité ou dans une partie seulement du troisième article.*

Je n'ai pu obtenir d'antennes transplantées absolument dépourvues d'innervation ; néanmoins, dans quelques cas, les antennes avaient une innervation très faible, limitée à leur partie proximale, si bien qu'une grande partie ou même la totalité du troisième article ne possédait pas de fibres nerveuses.

Lorsque le troisième article est totalement dépourvu d'innervation, il a une forme plus ou moins globulaire et l'arista ne s'est pas développée (fig. 94, Pl. VI, 3 et 4). Ce troisième article apparaît comme une masse cellulaire indifférenciée, compacte, sans la cavité centrale d'une antenne normale. Des noyaux nombreux et petits sont baignés dans un cytoplasme dense et assez fortement colorable par l'hématoxyline. La présence d'un nombre relativement grand de noyaux pycnotiques indique un phénomène de dégénérescence. A la périphérie peuvent être observés quelques noyaux plus gros que les autres, entourés d'une zone relativement étendue de cytoplasme. Ils possèdent souvent un gros nucléole, mais très peu de granules chromophiles.

Le troisième article antennaire est simplement limité par une fine membrane et non, par une cuticule typique. Il apparaît blanchâtre lors d'un examen externe tandis que le scape et le pédicelle suffisamment innervés ont une cuticule bien pigmentée.

Lorsque quelques fibres nerveuses seulement sont présentes dans le

troisième article, elles n'innervent que la région proximale de ce dernier. Toute la partie distale de l'antenne qui ne possède pas de fibres nerveuses montre l'aspect indifférencié que je viens de décrire (Pl. VI, 1 et 2).

La différenciation typique de l'antenne est donc conditionnée par le degré d'innervation. Lorsque l'innervation est insuffisante, la structure

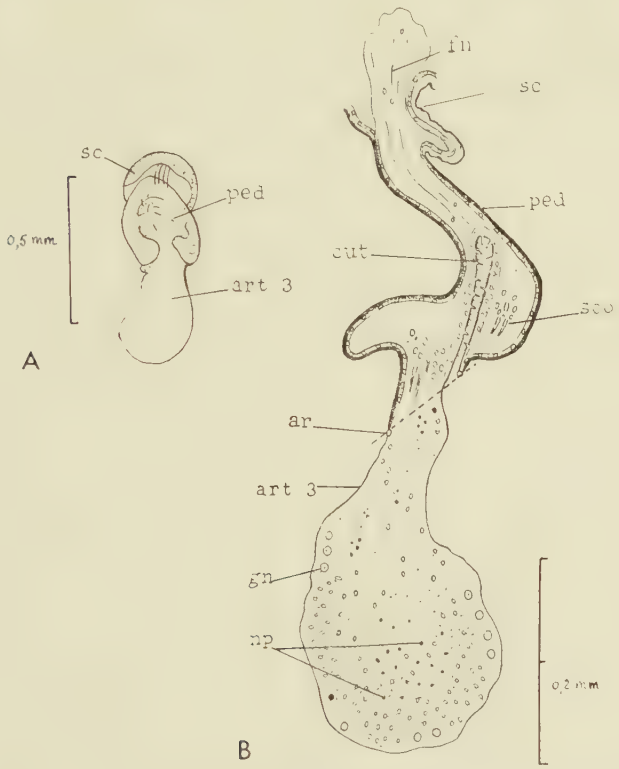


FIG. 94. — Ébauche antennaire transplantée, puis prélevée à l'éclosion de l'hôte. Le 3e article qui n'est pas innervé, est indifférencié. — A : dessin de l'antenne in toto. — B : schéma d'après plusieurs coupes longitudinales.

ar, articulation entre le pédicelle et le troisième article ; *art 3*, troisième article ; *cut*, cuticule différenciée du troisième article ; *fn*, fibres nerveuses ; *gn*, gros noyau ; *np*, noyaux pycnotiques ; *ped*, pédicelle ; *sc*, scape ; *sco*, scolopidium.

des saccules est anormale, le nombre des sensilles dans les saccules est réduit. S'il n'est pas innervé, le troisième article est une masse cellulaire indifférenciée. Une pièce d'opération particulièrement intéressante permet, me semble-t-il, d'écarter toute objection. Dans une antenne transplantée, le troisième article non innervé est indifférencié, à l'exception d'une petite partie qui s'était invaginée dans le pédicelle et qui est entrée alors au contact de quelques fibres nerveuses (fig. 94). On remarque que

cette portion est recouverte d'une cuticule typique : cuticule épaisse et pigmentée avec de nombreuses soies de protection et traversée par des soies sensorielles. Le troisième article de cette ébauche aurait donc été capable de se développer normalement si une innervation avait été présente dans toutes ses régions.

B. — Précisions sur la rôle de l'innervation au cours de la morphogenèse.

1. — Une innervation est nécessaire pour que le développement commence.

L'examen, au moment de l'éclosion de l'hôte, des antennes transplantées ne permet pas de connaître le rôle exact de l'innervation au cours du développement. On peut envisager en effet deux possibilités : ou bien l'innervation est nécessaire pour que le développement commence, ou bien elle est seulement indispensable au maintien des structures.

Pour élucider ce problème, j'ai prélevé à différentes étapes de la nymphose de l'hôte des ébauches antennaires transplantées dans des larves. Je puis affirmer qu'aucune différenciation n'apparaît, à aucun moment, dans une ébauche non innervée. D'assez nombreuses ébauches antennaires transplantées ont leur troisième article innervé seulement dans sa partie proximale, qui est alors différenciée. La partie distale non innervée de ces antennes ne présente jamais pendant la nymphose ni différenciations sensorielles ni formations cuticulaires. (Pl. VII, 1-2).

L'hypothèse d'une mauvaise circulation de l'hémolymphe à l'intérieur de l'ébauche et, par suite, d'un apport insuffisant de substances hormonales aux cellules, doit être écartée. Certaines ébauches antennaires non innervées restent compactes, mais dans la plupart des autres cas, les antennes transplantées ont une large cavité centrale permettant une circulation satisfaisante de l'hémolymphe ; elles peuvent cependant présenter des régions sans fibres nerveuses et sans aucune différenciation sensorielle ni formation cuticulaire. (Pl. VI, 1).

Une innervation apparaît donc nécessaire pour déclencher la différenciation des organes sensoriels et des structures cuticulaires de l'antenne.

Chez les Insectes, l'origine périphérique des nerfs sensitifs était admise depuis une trentaine d'années. Elle a été décrite, notamment

par Henke et Rönsch (1951) ; elle a été l'objet d'expériences de Wigglesworth (1953). Jusqu'à présent, je n'ai pu observer la croissance centripète des neurones sensitifs dans l'antenne de *Calliphora*. D'après les résultats de mes expériences, il semblerait que cette croissance exige la pénétration préalable de l'ébauche antennaire par d'autres fibres nerveuses qui seraient donc motrices. Cela ressort d'ailleurs du fait suivant : lorsque le nerf est composé d'un nombre restreint de fibres, c'est toujours la région proximale de l'antenne qui apparaît normale et la région distale qui a une innervation insuffisante ou nulle.

2. — Activité mitotique dans les greffons en l'absence d'innervation.

Dans l'ébauche antennaire normalement innervée, les mitoses sont nombreuses pendant les 3 jours qui suivent la formation du puparium ; leur nombre diminue ensuite et devient nul 12 heures plus tard.

Les ébauches antennaires non innervées présentent de nombreuses mitoses. L'absence d'innervation n'inhibe donc pas l'activité mitotique. Je n'ai pu cependant évaluer si cette dernière était normale du point de vue quantitatif. Il me paraît important de signaler que des mitoses sont observées pendant très longtemps dans les antennes ou portions d'antennes non innervées (Pl. VII, 2). Ces dernières présentent encore une activité mitotique notable 7 jours et demi après la formation du puparium, alors que normalement l'ébauche antennaire de 3 jours et demi n'en présente plus. Les mitoses sont observées à la périphérie de l'ébauche, comme dans tous les disques imaginaux typiques des Diptères. Signalons également de nombreux noyaux pycnotiques dans la partie profonde de l'antenne.

A la périphérie de certaines antennes non innervées, prélevées à l'éclosion de l'hôte, nous trouvons quelques noyaux d'assez grande taille, vacuolaires, avec souvent un gros nucléole. Je ne sais pas quelle est leur signification ni s'il y a un rapport entre leur présence et la durée anormale de l'activité mitotique.

3. — Relations chronologiques entre l'innervation et la différenciation de l'antenne.

J'ai transplanté en même temps, dans un même hôte, les deux ébauches antennaires provenant du même donneur. Les hôtes et les

donneurs sont du même âge. Lors de l'examen des greffons, au cours de la nymphose, j'ai observé fréquemment un décalage dans la différenciation des deux antennes de la même paire : l'une effectue sa différenciation dans le temps normal, l'autre l'effectue avec un certain retard. L'étude des sensilles, des saccules et des formations cuticulaires du troisième

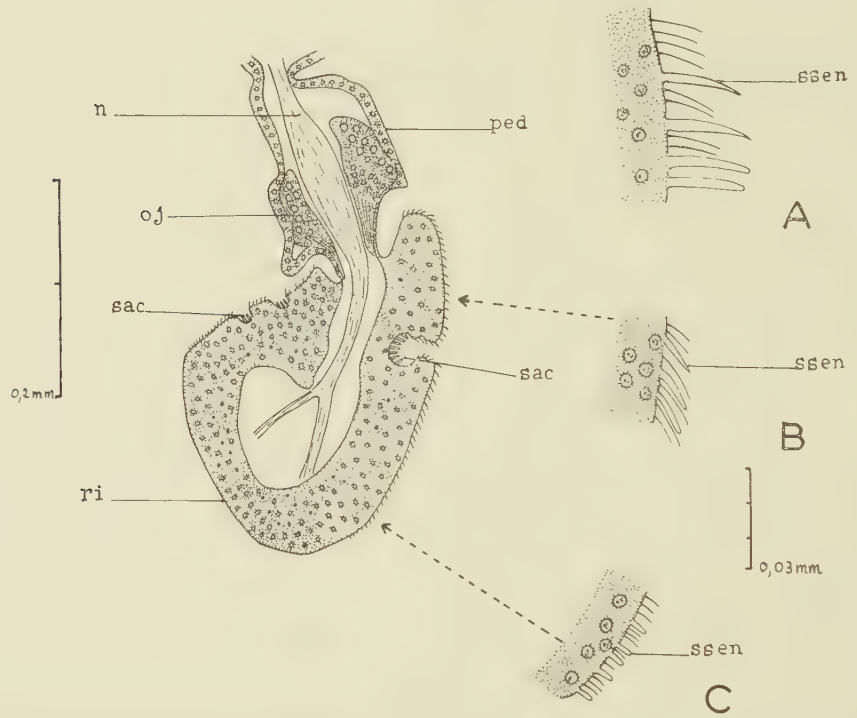


Fig. 95. — Ébauche antennaire transplantée, puis prélevée 6 jours après la « pupaison » de l'hôte. Elle montre un retard dans la différenciation.

A : soies sensorielles de l'ébauche antennaire servant de témoin. — B : soies sensorielles semblables à celles d'ébauches antennaires de « pupes » de 4 jours 15 heures à 5 jours. — C : soies sensorielles semblables à celles d'ébauches antennaires de « pupes » de 4 jours 5 heures.

n, nerf ; *oj*, organe de Johnston ; *ped*, pédicelle ; *ri*, région indifférenciée, elle est dépourvue de soies ; *sac*, saccules ; *ssen*, soie sensorielle.

article permet une évaluation assez précise de ce retard : suivant les cas, il peut être de quelques heures seulement, ou bien atteindre 24 heures (fig. 95 ; Pl. VII, 3-4 ; VIII).

A l'intérieur d'une même ébauche antennaire, on peut également observer un passage progressif entre une région normalement différenciée et une région dont le retard peut atteindre 24 heures ou même davantage, malgré la présence de fibres nerveuses parfois abondantes (Pl. VII, 4 ; IX, 1).

J'ai observé plus de 200 ébauches antennaires transplantées chez des larves, puis prélevées à différentes étapes de la nymphose de l'hôte, pour voir quelles sont, au cours du développement, les variations du pourcentage d'antennes présentant un retard de différenciation. Pendant les 7 premiers jours de la nymphose de l'hôte, les deux tiers des ébauches antennaires transplantées présentent un retard plus ou moins grand au moins dans une partie du troisième article (Pl. IX, 2-3). Ce pourcentage diminue ensuite et à l'éclosion de l'hôte les formations cuticulaires anormales, attribuables à un retard de différenciation, sont très rares dans les antennes qui avaient été transplantées. On n'observe généralement plus d'intermédiaire entre une différenciation normale et un état indifférencié.

L'ébauche antennaire qui présente un retard de différenciation ne semble pas pouvoir le rattraper pendant les 7 à 8 premiers jours qui suivent la formation du puparium. En revanche, elle le peut pendant les 2 derniers jours de la nymphose (10^{e} et 11^{e} jour).

Pour expliquer les retards observés dans la différenciation des ébauches transplantées, nous devons écarter l'hypothèse d'une diminution de l'apport nourricier ; en effet, les sacs frontaux sont transplantés dans l'abdomen, où rien ne gêne la circulation de l'hémolymphe ; nous devons également écarter l'hypothèse d'une différence quantitative d'innervation : en effet, les ébauches peuvent avoir une innervation d'une importance comparable et présenter néanmoins des états variés de différenciation. D'ailleurs, une innervation insuffisante amène simplement une raréfaction des sensilles des saccules et de la paroi antennaire. A notre avis, le phénomène responsable des variations observées serait un retard plus ou moins important dans l'innervation de l'antenne. Rappelons que les sacs frontaux contenant les ébauches antennaires ont été transplantés dans la région postérieure de l'abdomen des larves. Ils sont ensuite innervés par un nerf abdominal de l'hôte. Il est probable que, dans certains cas, l'ébauche antennaire transplantée reçoit une innervation plus tardive qu'une ébauche demeurée en place. Il est très difficile de déceler à quel moment exact débute l'innervation ; signalons cependant que plusieurs ébauches antennaires transplantées, puis prélevées deux jours après la formation du puparium, ne présentent encore aucune innervation visible, alors que dans l'ébauche laissée en place un nerf antennaire déjà important est présent. Dans toutes les antennes prélevées 2 à 3 jours plus tard, le 2^{e} article au moins est innervé. Je n'ai jamais

obtenu d'antenne sans innervation au moment de l'éclosion de l'hôte ; 3 antennes seulement sur 75 avaient alors un 3e article non innervé. Bien que fragmentaires, ces données permettent de penser que l'innervation de certains greffons doit s'établir avec un retard assez important, fréquemment de l'ordre de 24 heures. Rappelons que la différenciation de l'antenne est alors simplement retardée, mais pas inhibée. Il faut donc penser que les territoires de l'antenne conservent un certain temps (au moins 24 heures) leur réactivité à l'égard de l'action morphogénétique exercée par les fibres nerveuses. La période de « compétence » de ces territoires paraît donc assez longue.

C. — Conclusion.

L'innervation centrifuge est donc au préalable indispensable à la morphogenèse normale de l'antenne de *Calliphora*. Ce résultat est à rapprocher des faits démontrés par Nüesch (1952) au sujet des muscles thoraciques chez *Telea polyphemus* : les muscles imaginaux ne peuvent se développer en l'absence d'innervation. Le rôle du système nerveux, très important pour la morphogenèse de l'antenne et le développement des muscles, semble s'exercer suivant des modalités différentes dans les deux cas. Nüesch (1956) a montré que c'est surtout le nombre et l'épaisseur des fibres musculaires qui dépendent du système nerveux, tandis que la différenciation histologique du muscle peut se poursuivre sans influence nerveuse. En l'absence d'innervation, l'activité mitotique ne cesse pas dans l'ébauche antennaire, mais au contraire se prolonge beaucoup plus longtemps que dans les ébauches normales. Cette persistance est vraisemblablement liée à l'état indifférencié que l'on constate : en effet, il n'apparaît ni éléments sensoriels ni formations cuticulaires. Il me semble intéressant de souligner cette sorte d'action « trophique » que le système nerveux exerce sur la formation de la cuticule et de ses différenciations dans l'antenne de *Calliphora*. Ce fait ne semble pas être général chez les Insectes ; en effet, d'après Nüesch l'épiderme et les formations cuticulaires du thorax se développent d'une façon autonome chez *Telea polyphemus*.

Si une innervation est donc nécessaire à la différenciation des organes sensoriels antennaires, cette dernière n'est cependant pas sous la dépendance d'une action spécifique exercée par un nerf d'origine cérébrale :

mes expériences prouvent qu'un nerf abdominal peut jouer le même rôle morphogénétique que le nerf antennaire lui-même.

D'après mes résultats expérimentaux, l'ébauche antennaire de *Calliphora* garde assez longtemps ses potentialités de différenciation : un retard d'innervation n'empêche pas le développement, mais le retarde seulement.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les études d'anatomie et de morphologie comparée n'avaient pas permis d'élucider de manière satisfaisante la signification de la région antérieure de la larve des Cyclorrhaphes. Depuis le travail classique de Weismann (1864), les recherches embryologiques, faites sur des germes vivants, ou sur des préparations histologiques, avaient donné des résultats décevants. Sans doute Weismann avait-il déjà fait une étude remarquable de la céphalogenèse : il avait noté, en particulier, la présence d'une ébauche céphalique typique avec des lobes procéphaliques et un gnathos bien distincts, chez l'embryon de *Calliphora*. Mais ses continuateurs ne semblent pas avoir vu l'importance de cette découverte pour l'interprétation de la larve.

En fait, pour tenter de comprendre la céphalogenèse, il m'a fallu compléter l'observation vitale par l'examen histologique détaillé des différents stades et par des expériences microchirurgicales (ablations électives de segments gnathaux ou d'ébauches d'organes). Le recours à ces méthodes m'a permis d'obtenir quelques résultats précis.

Chez l'embryon de *Calliphora*, les lobes procéphaliques sont bien développés. Les ébauches antennaires sont réduites à deux épaississements de la paroi ; elles évolueront ultérieurement en deux organes sensoriels antennaires. L'ébauche du lobe optique, repérable in vivo, se forme par un processus d'invagination, comparable à celui que l'on observe chez des Hyménoptères et des Coléoptères. Une plaque optique réduite à quelques cellules apparaît près de chaque lobe optique. La future région post-occipitale, sur laquelle s'inséreront les muscles moteurs de la tête, est épaissie en une sorte de bourrelet dorsal.

Les trois segments du gnathos sont très nets. L'observation vitale m'avait déjà permis de voir que le segment mandibulaire, plus petit que les deux autres, était dépourvu d'ébauches appendiculaires (con-

trairement à l'opinion de Weismann). L'examen histologique a confirmé cette observation. La région sternale mandibulaire renferme le territoire présomptif des crêtes pharyngiennes, reconnaissable très tôt à l'aspect particulier de ses cellules. Si les mandibules sont absentes, les mâchoires et les appendices labiaux sont en revanche bien développés. Les mâchoires contiennent des ébauches d'organes sensoriels (organes sensoriels « maxillaires » et « ventraux ») et les territoires présomptifs des crochets buccaux et des pseudotrachées de la larve. Les invaginations des glandes salivaires se creusent à la base des appendices labiaux. Deux lobes hypopharyngiens bordent l'ouverture stomodéale.

Par l'étude du système nerveux stomatogastrique, j'ai mis en évidence l'invagination très progressive du matériel stomodéal. Lorsque cette invagination est achevée, l'ébauche clypéo-labrale est en place et surplombe l'ouverture buccale.

J'ai pu découvrir l'existence de bras antérieurs et postérieurs du tentorium ; ceci confirme l'analogie très étroite entre l'ébauche céphalique de *Calliphora* et celle des autres Insectes.

Cette ébauche céphalique de *Calliphora* a une évolution tout à fait normale pendant une partie du développement : fermeture dorsale de la capsule céphalique, tassement du gnathos, formation d'un plancher hypopharyngien par invagination des lobes hypopharyngiens et de la région sternale mandibulaire. L'embryon de *Calliphora* possède alors une tête d'Insecte typique avec une capsule céphalique de taille importante, à l'arrière de laquelle s'insèrent les muscles moteurs de la tête. Le gnathos délimite avec le labre une cavité préorale.

Cependant plusieurs particularités peuvent être remarquées. Les ébauches appendiculaires sont estompées. Les organes sensoriels antennaires s'intègrent au territoire maxillaire. La région qui supporte les bras antérieurs du tentorium s'invagine en même temps que l'hypopharynx, si bien que les bras antérieurs s'attachent désormais au cibarium. Ce processus observé chez *Calliphora* doit se retrouver chez certains Brachycères Orthorrhaphes (Thérévides, Tabanides, Rhagionides) : chez diverses larves en effet, les bâtonnets tentoriaux sont soudés aux phragmes paraclypéaux logés en partie dans le cibarium (Cook, 1949 ; Tsacas, 1961).

Pendant une étape très brève de la céphalogenèse, connue sous le nom « d'involution de la tête », cette anatomie typique se modifie. La très grande rapidité des phénomènes en rend l'analyse difficile. Selon

les auteurs, il s'agirait soit d'une invagination (Pratt, Snodgrass) soit d'une rétraction (Ludwig) de la tête. En réalité, les mouvements sont très complexes et diffèrent suivant les régions de la tête. Une grande partie du segment labial s'invagine. Les déplacements vers l'avant, déjà observés au cours du tassement du gnathos, s'exagèrent pour les segments mandibulaire et maxillaire. Ils aboutissent à la formation de deux lobes antérieurs qui portent les organes sensoriels antennaires et maxillaires et les crochets buccaux. En même temps, la capsule céphalique disparaît sous un repli dorsal.

La nature de ce repli a fait l'objet de nombreuses discussions. On a souvent été tenté de le comparer au repli prothoracique qui enferme partiellement la tête de nombreuses larves de Nématocères et de Brachycères (Schremmer, 1951). Ce repli dorsal serait, au moins partiellement, d'origine thoracique pour Ludwig. Cependant, pour des raisons théoriques, Snodgrass (1953) pense plutôt à une origine céphalique. Cette origine céphalique est bien celle que prouve mes recherches. L'étude des insertions musculaires montre que le repli apparaît dans la région post-occipitale et qu'il est purement céphalique. Le repli s'accroît très rapidement et délimite une poche dorsale constituée par la capsule céphalique, le clypéo-labre et une petite région maxillo-labiale.

Les structures céphaliques acquièrent ainsi des rapports topographiques tout à fait nouveaux et originaux, mais elles restent toutes présentes. Il serait donc souhaitable de parler d'un « remaniement » de la tête plutôt que d'une « involution ». Ce dernier terme bien que consacré par l'usage, nous paraît absolument inadéquat.

La tête passant pour très réduite, la signification de la région antérieure de l'asticot restait obscure. En 1935, Snodgrass pensait que la « tête » fonctionnelle était formée par un repli du cou. L'extrémité antérieure qui porte les organes sensoriels antennaires et maxillaires, était interprétée parfois comme un dérivé du thorax (Holmgren, 1904 ; Schremmer, 1951). La présence des organes sensoriels s'expliquait alors difficilement.

La présence — que j'ai pu démontrer — de tous les constituants céphaliques, permet d'interpréter de manière plus satisfaisante l'anatomie de la larve. En réalité, le thorax ne participe pas à l'édification de l'extrémité antérieure. Cette dernière est essentiellement composée par les ébauches appendiculaires des segments maxillaire et labial et délimite une véritable cavité préorale. On comprend alors l'emplacement des

organes sensoriels maxillaires (organes sensoriels « maxillaires » et « ventraux ») et également celui des organes sensoriels antennaires puisque nous avons vu ces derniers s'intégrer au gnathos juste avant le remaniement de la tête.

L'origine des crochets buccaux restait discutée, tout en étant le plus souvent considérée comme mandibulaire. En réalité le segment mandibulaire, petit et dépourvu d'appendices chez l'embryon, participe bien à la formation de la cavité préorale, mais il ne forme aucune structure particulière. Les crochets buccaux et les pseudotrachées dérivent, je l'ai démontré, des ébauches des mâchoires.

Le pharynx, qui débouche dans la cavité préorale (ou atriale), est interprété depuis longtemps comme une formation cibariale. Les observations embryologiques justifient pleinement cette interprétation. La paroi dorsale du pharynx est d'origine épipharyngienne, sa paroi ventrale est un territoire hypopharyngien formé par invagination des lobes hypopharyngiens et de la région sternale mandibulaire qui sécrète les crêtes pharyngiennes.

Selon Ludwig, les muscles labiaux et les muscles moteurs des crochets (mandibulaires pour lui, maxillaires pour nous) s'accrochent sur des « pharyngeal phragmata ». Ces derniers représentent en réalité les bras antérieurs du tentorium. Le tentorium, je l'ai montré, existe chez l'embryon de *Calliphora*. Son aspect rappelle celui de certaines larves de Brachycères Orthorrhaphes, avant le remaniement de la tête. Mais chez la larve, les bras antérieurs n'apparaissent plus que sous l'aspect d'une sorte de diverticule cibarial ; ils relient le cibarium à la poche dorsale par l'intermédiaire des bras postérieurs qui sont réduits.

La poche dorsale, qui s'est formée par croissance du repli, s'ouvre dans la cavité atriale. La nature du repli prouve qu'elle est uniquement d'origine céphalique. Ses parois sécrètent un squelette important. Ce squelette correspondrait pour Cook (1949) à un clypeus. Cependant Snodgrass (1953) l'interprète comme une plaque clypéo-frontale car les muscles frontaux s'y insèrent tout comme les muscles clypéaux. Etant donné les transferts d'insertion (« shifts » pour les auteurs anglais) décrits dans certains cas, il aurait été souhaitable de vérifier directement si ces muscles s'accrochent bien sur leur territoire ectodermique habituel. Malheureusement, cela n'est pas possible, car l'insertion se fait trop tardivement, lorsque la limite postérieure du clypeus n'est plus repérable. D'après les résultats d'ablation du clypéo-labre, ce dernier forme

au moins la majeure partie du squelette céphalo-pharyngien. Mais la difficulté d'obtenir des ablations vraiment électives du clypéo-labre ne m'a pas permis de vérifier s'il y avait une participation, qui serait d'ailleurs faible, de la région frontale. Ces ablations mettent cependant en évidence un fait important : la capsule céphalique, jusqu'alors considérée comme réduite, constitue en réalité une grande partie de la poche dorsale. La présence des deux organes visuels, fonctionnels d'après les recherches de Bolwig, l'atteste. L'insertion des muscles moteurs de la tête nous indique l'emplacement de la région post-occipitale.

D'après les expériences effectuées par Geigy sur les œufs de *Drosophila*, on sait que chez les mouches, divers caractères imaginaux doivent être déterminés à un stade précoce du développement. Cependant, même à l'éclosion de l'asticot, aucun critère décelable par les méthodes histologiques courantes ne permet de distinguer les territoires larvaires des ébauches imaginales. Et pourtant, manifestement, les sacs frontaux sont déjà présents en arrière de la région post-occipitale.

La croissance larvaire de l'asticot ne se fait pas par multiplication cellulaire, mais par la croissance des cellules, avec son accompagnement de phénomènes de polyploïdie somatique. Les cellules des tissus larvaires deviennent géantes et se distinguent alors facilement des cellules des ébauches imaginales qui ont gardé leur caractère embryonnaire. Il est ainsi possible de reconnaître les composants larvaires et les composants imaginaux de la tête, exactement comme Pérez l'avait fait pour le thorax et l'abdomen de la larve de *Calliphora*.

Les téguments larvaires de la tête apparaissent particulièrement développés chez l'asticot du 3e stade. Quel est leur sort au moment de la métamorphose ? Il semblerait normal qu'il fût le même que celui des téguments thoraciques ou abdominaux. Pérez a montré que ces derniers dégénèrent pendant la nymphose et qu'ils sont remplacés par des histoblastes. Par suite de leur interprétation erronée de la région antérieure, les auteurs tels que Van Rees, Wahl, Robertson et même Pérez n'avaient pas envisagé une telle possibilité. Bien que Snodgrass (1953) considère qu'au moins la région clypéo-frontale est présente chez la larve, il parle simplement d'une rétraction du « *head fold* » à la nymphose. Par l'observation de « pupes » d'âges très rapprochés, j'ai pu mettre en évidence l'histolyse des cellules de la tête larvaire (en particulier au niveau de la poche dorsale) et leur remplacement par des cellules imagi-

nales. La tête larvaire disparaît donc comme l'épiderme thoracique ou abdominal de l'asticot et ne participe pas à l'édification de la tête de la mouche. Cette dernière se développe uniquement à partir des seules ébauches imaginales.

Les ébauches imaginales ont été souvent décrites chez les larves de Diptères supérieurs. On indique la présence de deux sacs frontaux qui formeraient la tête proprement dite et celle d'une paire de disques labiaux qui selon WAHL représenteraient l'ébauche de la trompe. SNODGRASS (1953) indique, en citant les travaux de WAHL, que cette origine de la trompe serait à revoir.

Une étude histologique de la larve du 3e stade montre qu'en réalité les ébauches imaginales de la tête se répartissent en 3 groupes :

1) deux disques imaginaux labiaux, sur le plancher atrial qui est d'origine uniquement labiale,

2) deux petits amas de cellules imaginales sur le clypéo-labre,

3) deux sacs frontaux qui partent de la poche dorsale, au voisinage de la région post-occipitale où s'insèrent les muscles moteurs de la tête.

Il est reconnu que la paroi de la tête, les yeux et les antennes de l'imago se développent à partir des sacs frontaux. Cependant, d'après les études sur la régulation des ébauches imaginales, faites par VOGT chez *Drosophila*, il apparaît que le territoire des palpes maxillaires appartient aussi aux sacs frontaux. Je l'ai vérifié chez *Calliphora* par la transplantation de sacs frontaux dans des larves du 3e stade.

L'origine embryologique des sacs frontaux reste mal connue, en dépit des observations faites par PRATT sur *Melophagus ovinus*. Chez ce Pupipare, les sacs frontaux apparaîtraient avant l'involution de la tête. Il n'est pas possible de suivre la genèse des sacs frontaux chez l'embryon de *Calliphora*, par suite de l'étroite ressemblance histologique entre les éléments larvaires et les éléments imaginaux. Mais la composition de ces sacs donne une idée assez précise du moment de leur ségrégation. La présence concomitante d'ébauches antennaires, oculaires et de palpes maxillaires, indique que la séparation topographique entre les territoires larvaires et les territoires imaginaux doit s'effectuer lorsque ces diverses ébauches sont très proches les unes des autres, c'est-à-dire, lorsque l'organe sensoriel antennaire s'intègre au territoire maxillaire. A ce moment, le repli dorsal commence à apparaître.

L'étude de l'évolution de ces différentes ébauches imaginales au cours de la nymphose, étayée par des expériences de transplantation, permet

de donner une vue plus exacte de la genèse de la tête imaginale et de la trompe.

Comme on le savait déjà, la tête proprement dite dérive bien des sacs frontaux. Mais, contrairement à ce qu'indiquait WAHL, la trompe a une origine complexe. L'haustellum et les labelles se développent à partir des disques labiaux. La partie proximale des sacs frontaux fournit, outre les palpes maxillaires, les apodèmes et une grande partie du rostrum. Il me paraît intéressant de souligner l'origine paire du labre imaginal au cours du développement postembryonnaire. Elle a été décrite également chez *Pieris brassicae* par EASSA (1953). Ceci est à rapprocher de l'origine paire du labre observée chez divers Insectes au cours du développement embryonnaire, et démontrée expérimentalement chez *Leptinotarsa* (HAGET, 1955).

Cette origine complexe de la trompe de *Calliphora* est en accord avec l'interprétation actuelle de cet organe chez les Cyclorrhaphes. L'haustellum et les labelles correspondent bien au labium. L'hypopharynx, je l'ai rappelé, se forme aux dépens de la paroi de l'haustellum ; il serait alors d'origine uniquement labiale. Les études d'anatomie comparée avaient montré la nature complexe du rostrum, qui comporte une région clypéale et une région gnathale, les apodèmes et les palpes étant des éléments maxillaires (GOUIN, 1949). L'absence de mandibules sur la trompe se comprend aisément puisqu'il n'apparaît d'ébauches appendiculaires sur le segment mandibulaire, à aucun moment du développement.

Tout au long de la céphalogenèse, la plasticité des cellules épidermiques est particulièrement remarquable et joue un rôle primordial. Déjà pendant la vie embryonnaire, les changements de forme des cellules épidermiques aboutissent à la mise en place et au modelage des ébauches. La genèse du clypéo-labre en est un exemple très net. Les cellules épidermiques conservent la possibilité de se déformer pendant longtemps. Quelques heures avant l'éclosion de la larve, elles s'étalent, ce qui amène une augmentation appréciable de la surface des organes.

Au moment de la nymphose, cette très grande plasticité se manifeste à nouveau pour les cellules imaginales. Ces cellules se glissent et s'étalent pour remplacer les éléments larvaires en dégénérescence. Ces mouvements cellulaires permettent la fusion des différentes parties de la tête imaginale en une seule ébauche qui n'a plus qu'à se dévaginer pour être en place.

Ce sont encore des changements de forme des cellules épidermiques

qui vont intervenir dans le modelage de la tête. L'étude de la morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum m'a permis d'apporter quelques faits intéressants. Dans une étape préliminaire, les cellules épidermiques s'allongent et se rétrécissent, puis elles se rapprochent les unes des autres, si bien qu'il se forme un massif épidermique épais au futur emplacement de chaque ébauche. Ce tassement des cellules amène évidemment des modifications importantes dans la forme générale de la tête. En particulier, les ébauches antennaires, d'abord très latérales, se rapprochent les unes des autres. A partir de ces massifs épidermiques, les deux formations céphaliques se modèlent ensuite suivant des modalités différentes : par étirement des cellules avec dégénérescence partielle du cytoplasme dans le cas de la crête faciale, par simple étalement des cellules dans le cas du ptilinum.

Cette part active jouée par les cellules épidermiques dans le modelage du corps ne doit pas nous étonner, puisque nous savons que les embryons de divers Insectes peuvent évoluer normalement même s'ils sont dépourvus de tout dérivé endomésoblastique. Mais il semble difficile d'expliquer ces changements de forme cellulaire.

Les facteurs qui doivent intervenir pendant la morphogenèse imaginale sont encore mal connus. Il m'a paru intéressant de voir quelle influence l'innervation exerce sur la différenciation des organes sensoriels. En effet, au cours du développement, le pédoncule oculaire et le nerf antennaire relient les ébauches des organes des sens au cerveau avant que la différenciation ne se manifeste.

Une innervation préalable apparaît bien indispensable à la morphogenèse de l'antenne. Il est possible qu'il en soit de même pour l'œil. Selon Pflugfelder, la différenciation des ommatidies n'est pas indépendante du cerveau pendant une période précoce de la vie embryonnaire, chez *Carausius*. Mais la présence très précoce du pédoncule oculaire ne m'a pas permis de vérifier s'il en était de même pour la différenciation des ommatidies chez *Calliphora*. En tout cas, vers la fin de la vie larvaire, une liaison structurale et fonctionnelle avec le cerveau n'est plus nécessaire à la différenciation des ommatidies. Elle apparaît au contraire indispensable au développement du lobe optique. Ceci serait à rapprocher des résultats de Nüesch. Cet auteur a montré que chez *Telea* l'innervation n'est indispensable au développement des muscles que pendant une partie du développement postembryonnaire.

Quel est le rôle exact du système nerveux dans la morphogenèse de l'antenne ? J'ai essayé d'apporter quelques précisions sur ce point. Chez les Vertébrés, le système nerveux favorise la multiplication cellulaire, très vraisemblablement par sécrétion de substances « trophiques ». L'étude de la régénération chez les Urodèles a montré que l'innervation est indispensable à la croissance même du régénérat, mais non à sa morphogenèse. Nüesch apporte des résultats comparables pour le développement des muscles chez les Insectes : c'est surtout le nombre et l'épaisseur des fibres musculaires qui dépendent du système nerveux ; la différenciation histologique du muscle peut, elle, se poursuivre sans influence nerveuse. Le rôle du système nerveux semble s'exercer suivant une modalité bien différente pour la morphogenèse de l'antenne. En effet, l'activité mitotique ne cesse pas dans l'ébauche antennaire privée d'innervation, au contraire, elle se prolonge beaucoup plus longtemps que dans les ébauches normales. Cette persistance est vraisemblablement liée à l'état indifférencié que l'on constate : il n'apparaît ni éléments sensoriels, ni formations cuticulaires.

Etant donné nos résultats, la croissance des nerfs sensitifs, d'origine périphérique, exigerait la pénétration préalable de l'ébauche par des fibres nerveuses centrifuges, donc motrices, dont le rôle pourrait être de tracer un parcours. En tout cas, ces fibres n'ont pas besoin d'être d'origine céphalique puisque un nerf abdominal peut jouer le même rôle morphogène que le nerf antennaire.

L'influence du système nerveux n'est évidemment pas la seule en jeu. Le milieu hormonal exerce, on le sait, un contrôle sur le développement. On peut avancer ou retarder la différenciation des ébauches imaginales de *Drosophila*, en les transplantant dans des hôtes plus âgés ou plus jeunes (Bobenstein, 1939). Mais le rôle du système nerveux reste prépondérant puisqu'en dépit d'un milieu humoral normal, un retard d'innervation entraîne un retard important du développement de l'ébauche antennaire. Ceci montre également que l'ébauche antennaire garde longtemps ses potentialités de différenciation.

Par cette étude à la fois descriptive et expérimentale, portant sur le développement embryonnaire et sur la métamorphose, je pense avoir apporté une contribution appréciable à la connaissance de la céphalogenèse d'un Diptère supérieur. Plusieurs questions restent cependant à élucider ou à préciser. Elles feront l'objet de recherches ultérieures.

RÉSUMÉ

Ce mémoire est consacré à l'étude de la céphalogenèse d'un Diptère supérieur : *Calliphora erythrocephala* (Meigen).

Dans la première partie, des indications sont données sur le matériel, les techniques d'observation et d'expérimentation.

La deuxième partie est relative à la morphogenèse de la tête pendant la vie embryonnaire. L'observation vitale, l'examen histologique de nombreux stades et des expériences microchirurgicales (ablations électives d'ébauches) m'ont permis d'établir les faits suivants :

La bandelette embryonnaire segmentée de *Calliphora* possède une ébauche céphalique tout à fait typique : les lobes procéphaliques sont de taille importante, deux plaques optiques sont présentes, mais les antennes sont réduites à une paire d'organes sensoriels. Le gnathos a des appendices maxillaires et labiaux bien développés. Le segment mandibulaire, de faible étendue, est dépourvu d'appendices. Les ébauches tentoriales sont constituées de deux bras antérieurs allongés et de deux bras postérieurs réduits.

Cette ébauche céphalique présente d'abord une évolution normale avec tassement du gnathos, formation d'un cibarium, fermeture dorsale de la capsule céphalique. L'embryon possède alors une tête d'Insecte tout à fait typique. Mais tardivement, des mouvements complexes bouleversent l'anatomie céphalique et aboutissent à la formation des structures particulières aux larves de Cyclorrhaphes. La majeure partie du gnathos, restée externe, forme chez la larve l'extrémité antérieure qui correspond donc à une véritable cavité préorale. L'origine des organes sensoriels maxillaires et antennaires a pu être vérifiée. L'emplacement définitif de ces organes, tout à fait en avant de l'animal, s'explique d'après les mouvements morphogénétiques observés chez l'embryon. La nature maxillaire des crochets buccaux de l'asticot a été prouvée par des expériences microchirurgicales. La capsule céphalique (ainsi qu'une petite zone maxillo-labiale) édifie chez la larve une poche dorsale interne où nous retrouvons en particulier les organes visuels et sur laquelle s'insèrent les muscles moteurs de la tête. Le tentorium relie désormais cette poche au cibarium.

Bien que leurs rapports topographiques soient complètement modifiés,

tous les éléments persistent donc. Aussi serait-il souhaitable de remplacer le terme « d'involution de la tête » (couramment utilisé) par celui de « remaniement de la tête ».

Les résultats précédents permettent de comprendre la topographie de l'extrémité antérieure de la larve. Cette compréhension était indispensable pour pouvoir aborder une étude de la morphogenèse de la tête imaginale (troisième partie du mémoire). Je décris d'abord le complexe céphalique chez une larve du 3e stade, peu avant la nymphose. Des caractères histologiques importants permettent de distinguer les constituants céphaliques larvaires et imaginaux.

Les ébauches imaginales de la tête sont disposées en trois groupes distincts :

— deux disques imaginaux labiaux sur le plancher atrial, d'origine uniquement labiale ;

— deux amas de cellules imaginales sur le clypéo-labre ;

— deux sacs frontaux qui partent de la région post-occipitale. Ceux-ci correspondent non seulement à toute la capsule céphalique de l'imago, mais également à une région maxillaire. Ainsi, contrairement à ce qui était admis jusqu'à présent, la trompe imaginale a une origine complexe, puisqu'elle se développe aux dépens de chacun de ces trois groupes d'ébauches.

Les téguments larvaires de la tête sont particulièrement développés chez l'asticot du 3e stade, mais ils ne participent pas à l'édification de la tête de la mouche. Au début de la nymphose, ils dégénèrent et sont remplacés au fur et à mesure de leur histolyse par les ébauches imaginales. Ces dernières fusionnent alors en une vésicule qui devient la tête de la nymphe par une dévagination brusque.

Cette tête d'abord globuleuse se modèle rapidement. L'analyse de la formation du ptilinum et de la crête faciale permet de mettre en évidence le rôle essentiel que jouent les modifications de forme des cellules épidermiques dans la morphogenèse de la tête.

La quatrième partie est consacrée au développement des organes sensoriels de l'imago. Après une étude descriptive de la morphogenèse des ommatidies, j'ai montré qu'une liaison structurale et fonctionnelle avec le cerveau n'est pas nécessaire à la différenciation des ommatidies pendant la nymphose. Au contraire, le lobe optique ne peut se développer au cours de la métamorphose que si ses connexions avec l'ébauche oculaire sont

intactes chez la larve. Pour des raisons de commodité technique, les expériences ont été faites sur *Sarcophaga*.

Le développement de l'antenne de *Calliphora* n'avait fait encore l'objet d'aucun travail. J'ai abordé l'analyse expérimentale de la morphogenèse antennaire, après en avoir fait une étude descriptive. Une innervation apparaît indispensable à la morphogenèse de l'antenne. Cependant, la différenciation de l'antenne ne dépend pas d'une action spécifique exercée par un nerf d'origine cérébrale : un nerf abdominal peut jouer le même rôle morphogénétique que le nerf antennaire lui-même.

SUMMARY

Cephalogenesis of the blow-fly *Calliphora erythrocephala* Meigen (Cyclorrhapha, Diptera) is the subject of our investigations.

In the first part of our paper, we give some information on the material with technical procedures for observation and experimentation.

The second part deals with embryonic head morphogenesis. Vital observation, histological study of numerous stages and microsurgical experiments (elective extirpations of anlagen) enabled me to fix the following points :

The segmented germ band of *Calliphora* has a quite typical cephalic rudiment. The procephalic lobes are well developed with two eye plates. However, the antennae are reduced to a pair of sense organs. The gnathal region has well developed maxillary and labial appendages. The tentorial rudiments consist of two long anterior arms and two reduced posterior ones.

This cephalic rudiment first displays a normal evolution with a shift of the gnathal segments towards the mouth, development of the cibarium and dorsal closure of the head. So, the embryo acquires a very typical insectan head. However, complicated movements lately upset the cephalic anatomy, ending in the formation of structures peculiar to the cyclorrhaphous maggot. The main part of the gnathos, remaining on the outward surface, forms the maggot's fore-end which therefore corresponds to a true preoral cavity. The origin of the maxillary and antennary sense organs has been submitted to experimental tests. The final location of these organs, at the very front part of the animal, may be explained by the morphogenetic movements observed in the embryo.

The maxillary origin of the mouth hooks has been proved by microsurgical experiments. The head capsule and a small maxillar-labial part build together an internal dorsal pouch in the larva. In this pouch we always find the visual organs and the insertions of the muscles for head movements. Henceforth, the tentorium connects this pouch with the cibarium. All the cephalic components remain then present, altough their distribution pattern is quite upset. Therefore the usual term " head involution " ought to be replaced by " head recasting ".

The foregoing results allow the understanding of larval fore-end topography. This knowledge was deemed necessary before studying the morphogenesis of the imaginal head (the third part of this work).

First, I describe the cephalic complex of a maggot at the third stage, a short time before pupation. Significant histological features allow us to differentiate larval and imaginal cephalic components.

The imaginal buds of the head are set in three distincts groups :

— two imaginal labial discs on the atrial floor (their origin is merely labial) ;

— two masses of imaginal cells on the clypeo-labrum ;

— two frontal sacs taking their origin in the postoccipital region. Not only do they correspond to the whole head capsule, but also to a maxillary region. In spite of what has been acknowledged until now, we can make the statement that the imaginal proboscis has an intricate origin, since it develops at the expense of the three groups of buds.

The larval teguments of the head are especially well developed in the maggot at the third stage. However, they do not participate in the building of the fly's head. They degenerate at early nymphosis and are gradually replaced during their hitolysis by imaginal buds. These unite themselves into a vesicule which becomes the head of the nymph, through a sudden devagination.

This head, at first globular, quickly takes its definitive shape. Analysis of ptilinum and facial carina [1] formation enlightens the essential part played in head morphogenesis by shape modifications of the epidermal cells.

The developement of the sense organs of the imago is the subject of the fourth part of our paper. After giving a description of the ommatidia

1. Crête faciale, voir fig. 76, p. 145.

morphogenesis, I showed that a structural and functional relationship with the brain is not necessary for the differentiation of ommatidia during nymphosis. On the contrary, during metamorphosis, the optic lobe does not develop unless its connections with the compound eye rudiment are left intact in the larva. For technical convenience, the foregoing experiments were made on *Sarcophaga* instead of the blow-fly.

Until now, no work has been done concerning development of *Calliphora*'s antenna. After describing antenna morphogenesis, I undertook an experimental analysis of antenna development. A centrifugal innervation proves necessary for morphogenesis of the antenna. However antenna differentiation does not depend upon a specifical activity from a nerve of cerebral origin : an abdominal nerve may play the same morphogenetic part as the antennary nerve itself does.

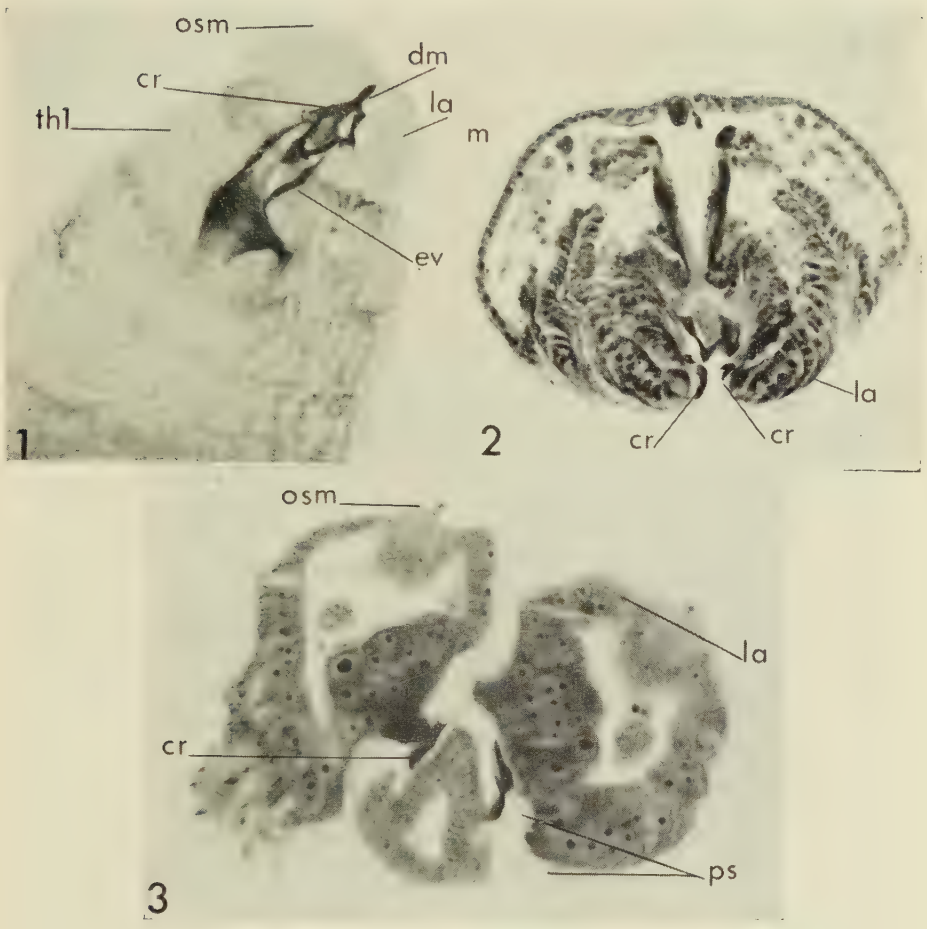


PLANCHE I

FIG. 1. — Résultat de l'ablation du segment mandibulaire : photographie d'un opéré à l'éclosion (G × 180). — FIG. 2. — Ablation de la région sternale mandibulo-maxillaire (cf. fig. 12) (G × 280). — FIG. 3. — Coupe transversale d'un opéré à l'éclosion : on a enlevé le lobe dorsal et le segment mandibulaire au stade bandelette embryonnaire (cf. fig. 10 B, B') (G × 430).

cr, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *ev*, épine ventrale ; *la*, lobe antérieur ; *m*, muscle ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *ps*, pseudotrachées ; *th 1*, segment prothoracique.

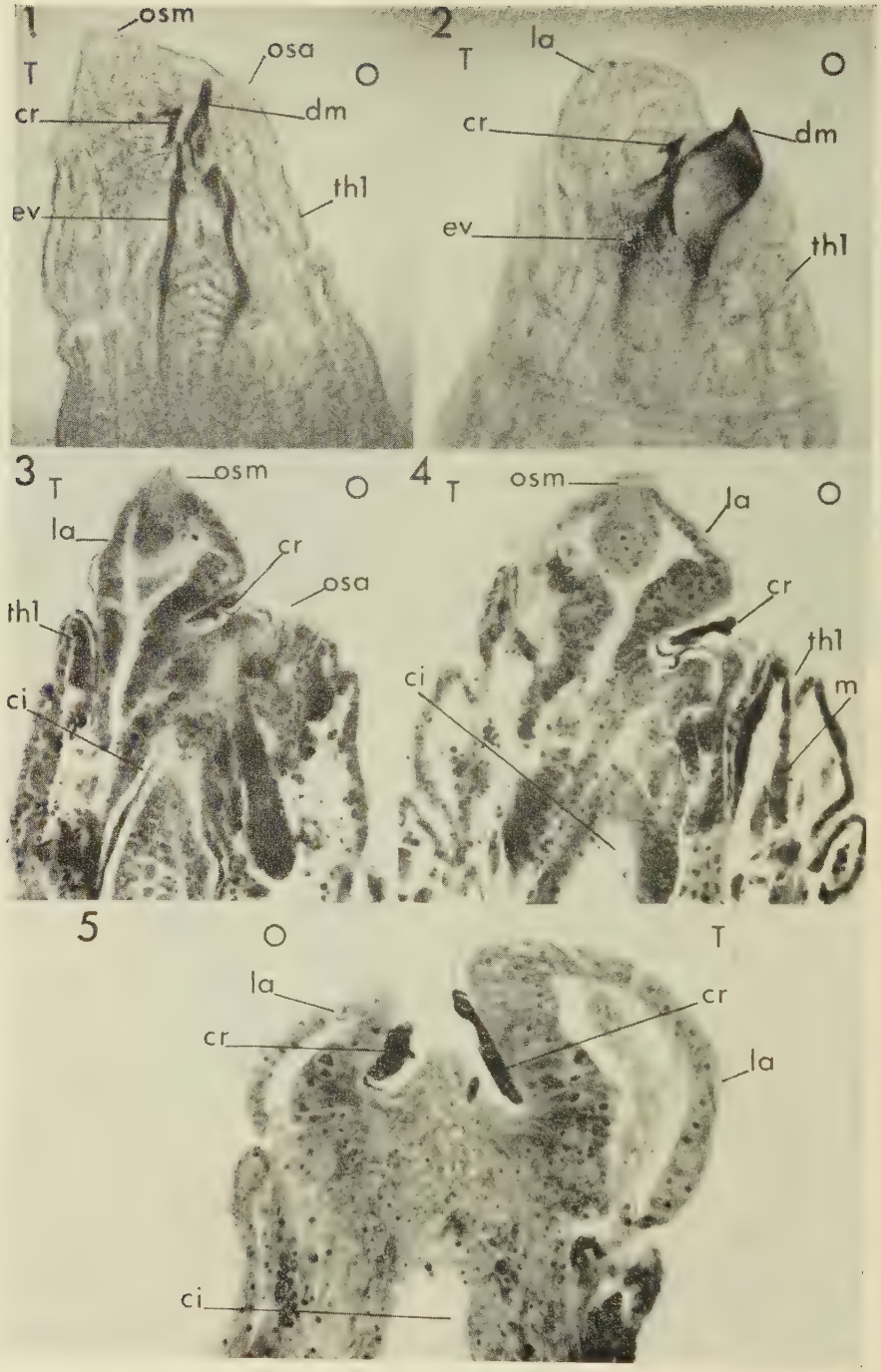


PLANCHE II

FIG. 1 à 4 — Résultat de l'ablation du demi-segment maxillaire (1, 2 et 4) ou de l'ébauche de la mâchoire (3). 1 et 2, photographies d'opérés à l'éclosion (G × 170) ; 3 et 4, coupes frontales d'opérés à l'éclosion (G. × 280). — FIG. 5. — Localisation du territoire présomptif du crochet buccal (cf. fig. 14) (G × 430).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *ci*, cibarium ; *cr*, crochet buccal ; *dm*, dent médiane ; *ev*, épine ventrale ; *la*, lobe antérieur ; *m*, muscle ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *osm*, organe sensoriel maxillaire ; *th 1*, segment prothoracique.

PLANCHE III

FIG. 1 à 3. — Résultat de l'ablation des segments maxillaire et labial. 1 et 2 : coupes transversales d'opérés à l'éclosion (G × 280). 3 : photographie d'un opéré à l'éclosion (G × 170). — FIG. 4 : Résultat de l'ablation de l'ébauche du clypéo-labre au stade 11 : coupe transversale d'un opéré à l'éclosion (G × 580).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *bat*, bras antérieur du tentorium ; *bpt*, bras postérieur du tentorium ; *ci*, cibarium ; *cr*, crochet buccal ; *la*, lobe antérieur ; *mc*, muscles cibariaux ; *mmt*, muscles moteurs de la tête ; *osa*, organe sensoriel antennaire ; *ov*, organe visuel ; *pd*, poche dorsale ; *scp*, squelette céphalo-pharyngien.

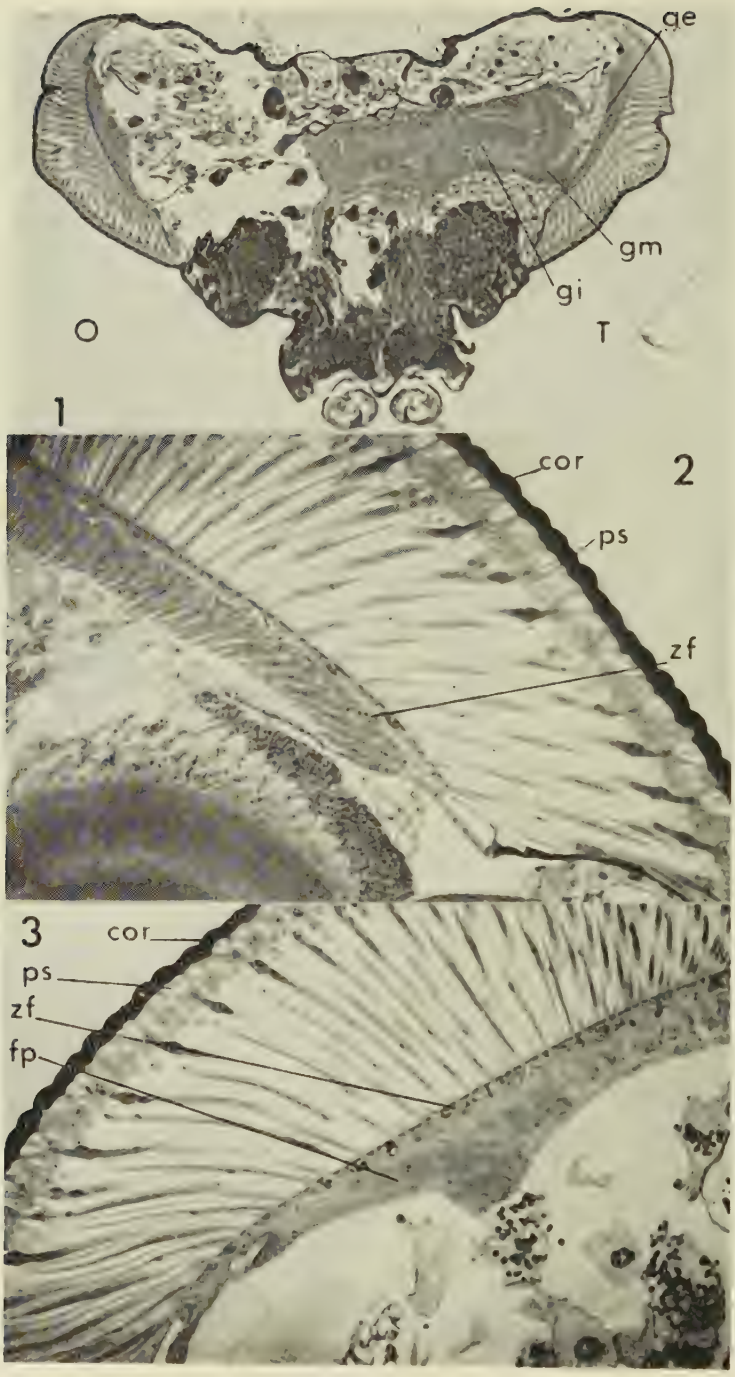


PLANCHE IV

FIG. 1. — Coupe transversale d'un imago, après section du pédoncule oculaire chez la larve (à gauche, le côté opéré) (G × 25). — FIG. 2, 3 : Ommatidies du côté témoin et du côté opéré (G × 170).

O, côté opéré ; *T*, côté témoin ; *cor*, cornée ; *fp*, fibres post-rétiniennes ; *ge*, glomérule externe; *gm*, glomérule moyen ; *gi*, glomérule interne ; *ps*, pseudocône ; *zf*, zone fenestrée.

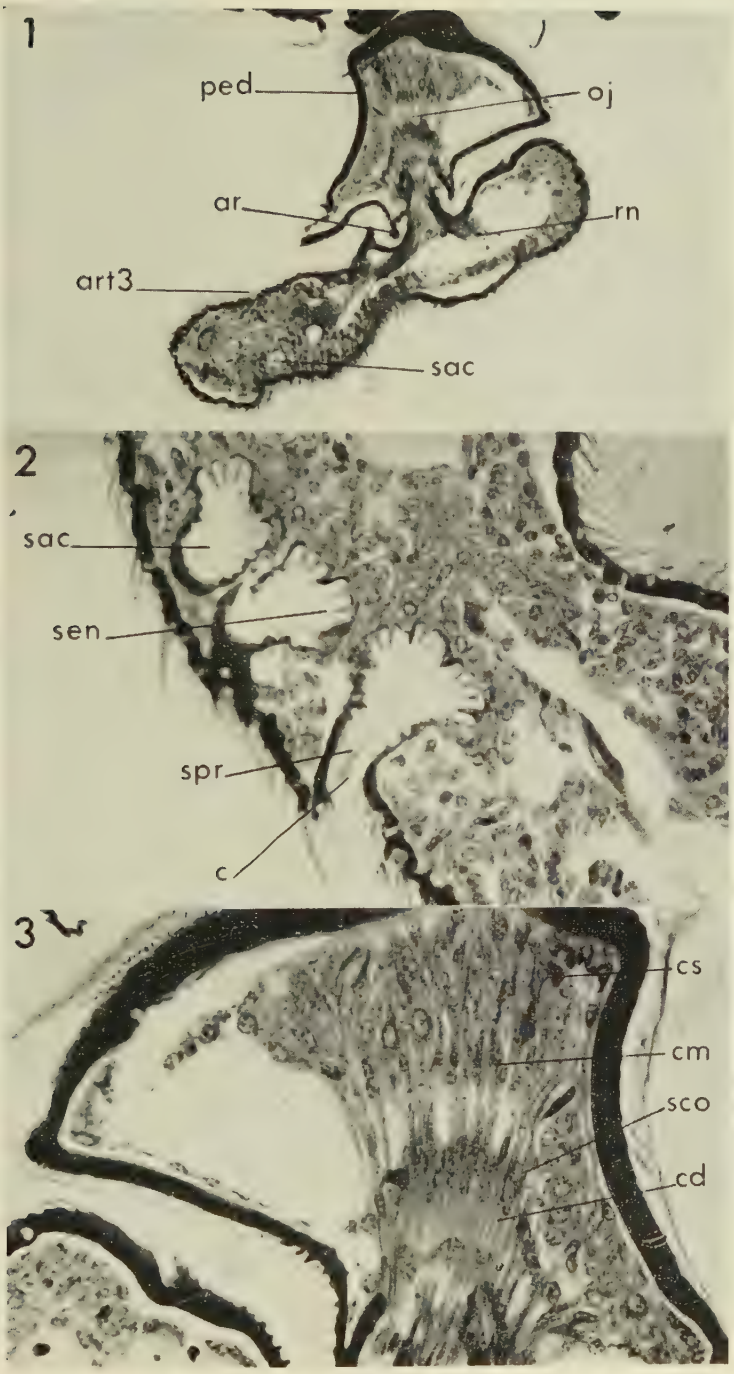


PLANCHE V

Antenne transplantée, prélevée à l'éclosion de l'hôte. Suffisamment innervée, elle est normalement différenciée.

FIG. 1. — Coupe longitudinale (G × 140) ; Fig. 2 : Saccules (G × 420) ; Fig. 3. Organe de Johnston (G × 420).
ar, articulation entre le pédicelle et le 3e article ; *art 3*, 3e article ; *c*, col ; *cd*, cellule distale ; *cm*, cellule moyenne ; *cs*, cellule sensorielle ; *oj*, organe de Johnston ; *ped*, pédicelle ; *rn*, ramification nerveuse ; *sac*, saccule ; *sco*, corps scolopal ; *sen*, sensille ; *spr*, soie de protection.

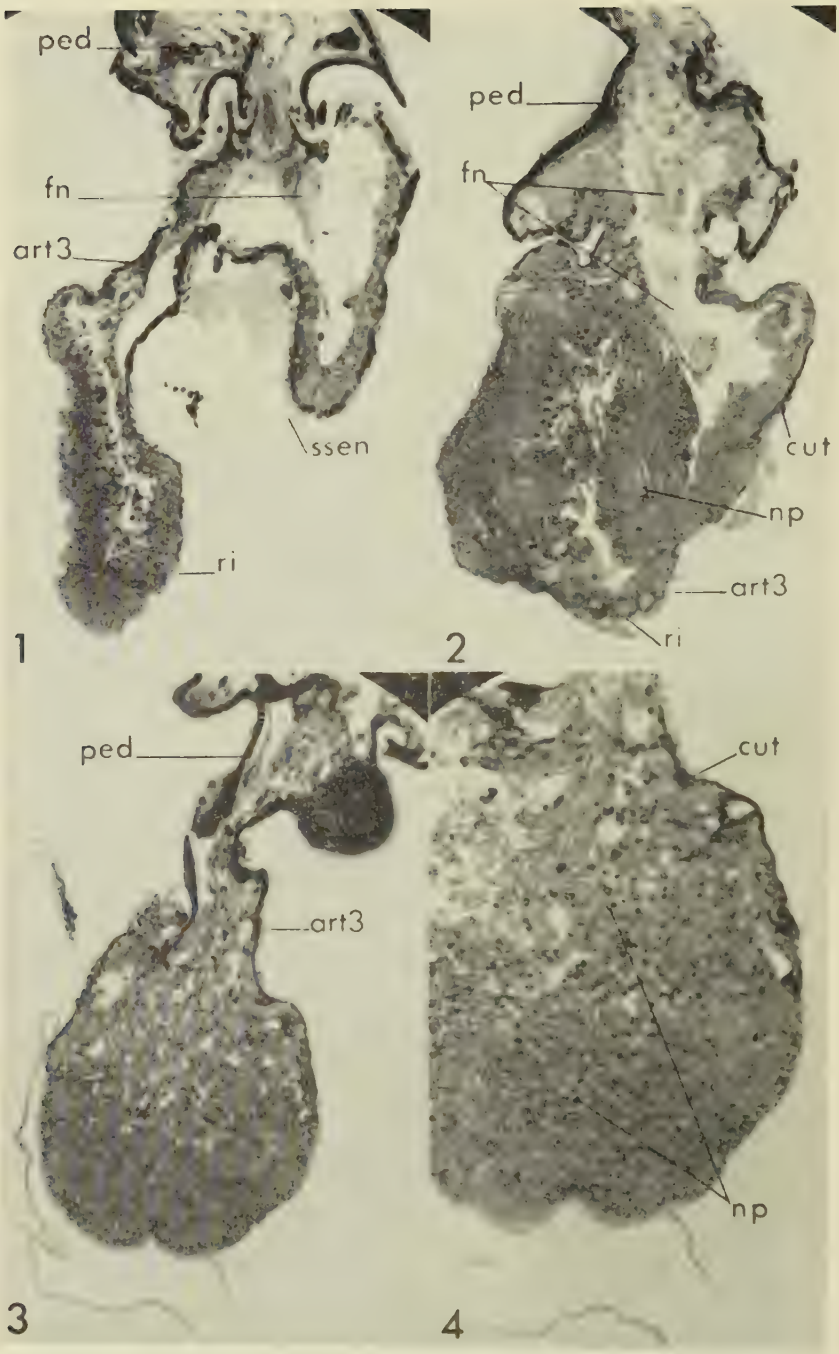


PLANCHE VI

Coupes longitudinales d'antennes transplantées.

FIG. 1. — La portion distale du 3e article, n'est pas innervée ; elle est indifférenciée (G × 170). — FIG. 2 : Le 3e article ne présente que quelques fibres nerveuses ; il est indifférencié (G × 170). — FIG. 3 et 4 : Absence totale de différenciation du 3e article (G × 170 et G × 270) (voir fig. 94).

art 3, 3e article ; *cut*, cuticule ; *fn*, fibres nerveuses ; *np*, noyaux pycnotiques ; *ped*, pédicelle ; *ri*, région indifférenciée ; *ssen*, soie sensorielle.

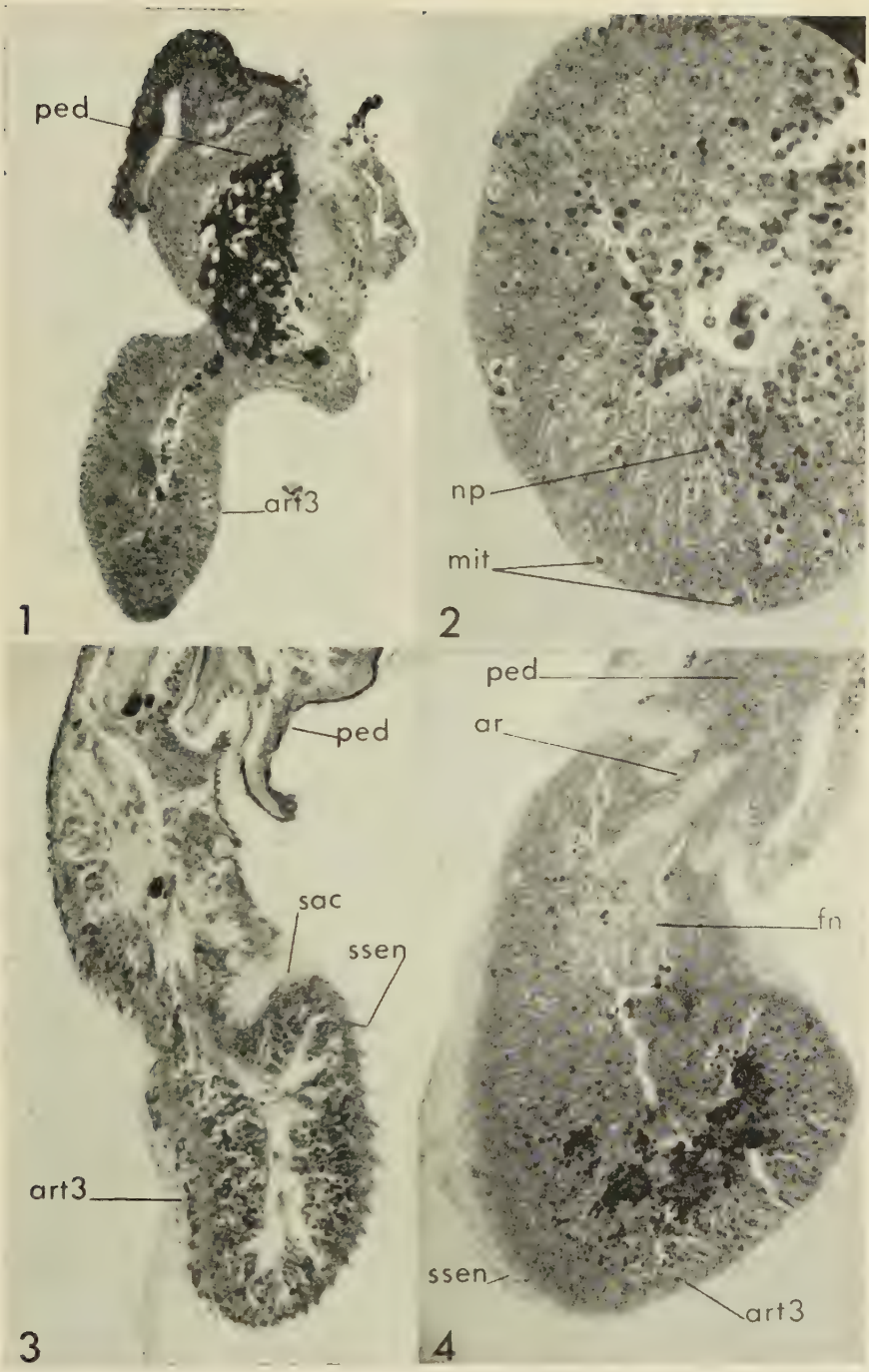


PLANCHE VII

FIG. 1 et 2. — Ébauches antennaires transplantées puis prélevées 5 jours après la « pupaison » de l'hôte. Elles ne sont pas innervées et elles ne présentent aucune différenciation. 1, coupe longitudinale (G × 170) ; 2, paroi du 3e article (G × 350). — FIG. 3 et 4 : Les deux ébauches antennaires d'une même larve ont été transplantées puis prélevées 6 jours après la « pupaison » de l'hôte. Le développement de l'une des antennes est normal (3), celui de l'autre présente un retard de 1 à 2 jours suivant les régions du 3e article (4) (G × 220).

ar, articulation entre le pédicelle et le 3e article ; *art 3*, 3e article ; *fn*, fibres nerveuses ; *mit*, mitoses ; *np*, noyaux pycnotiques ; *ped*, pédicelle ; *sac*, saccule ; *ssen*, soie sensorielle.

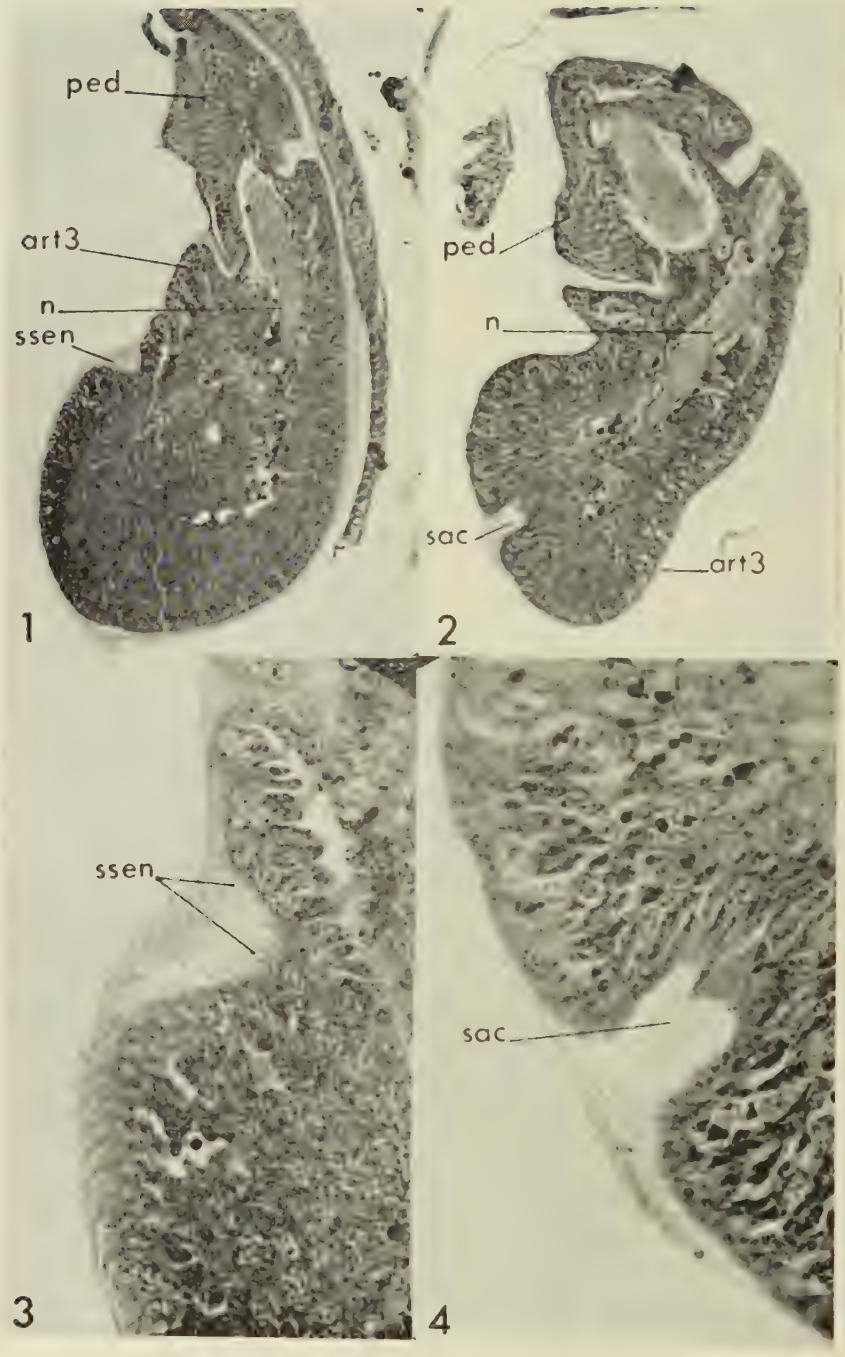


PLANCHE VIII

Les deux ébauches antennaires d'une même larve ont été transplantées puis prélevées 4 jours 10 heures après la « pupaison » de l'hôte. Photographies des 2 antennes (G × 170) et détail de la paroi du 3e article (G × 680). Le développement de l'une des antennes est normal (1 et 3), celui de l'autre présente un retard de 10 heures (2 et 4).

art 3, 3e article ; *n*, nerf ; *ped*, pédicelle ; *sac*, saccule ; *ssen*, soie sensorielle.

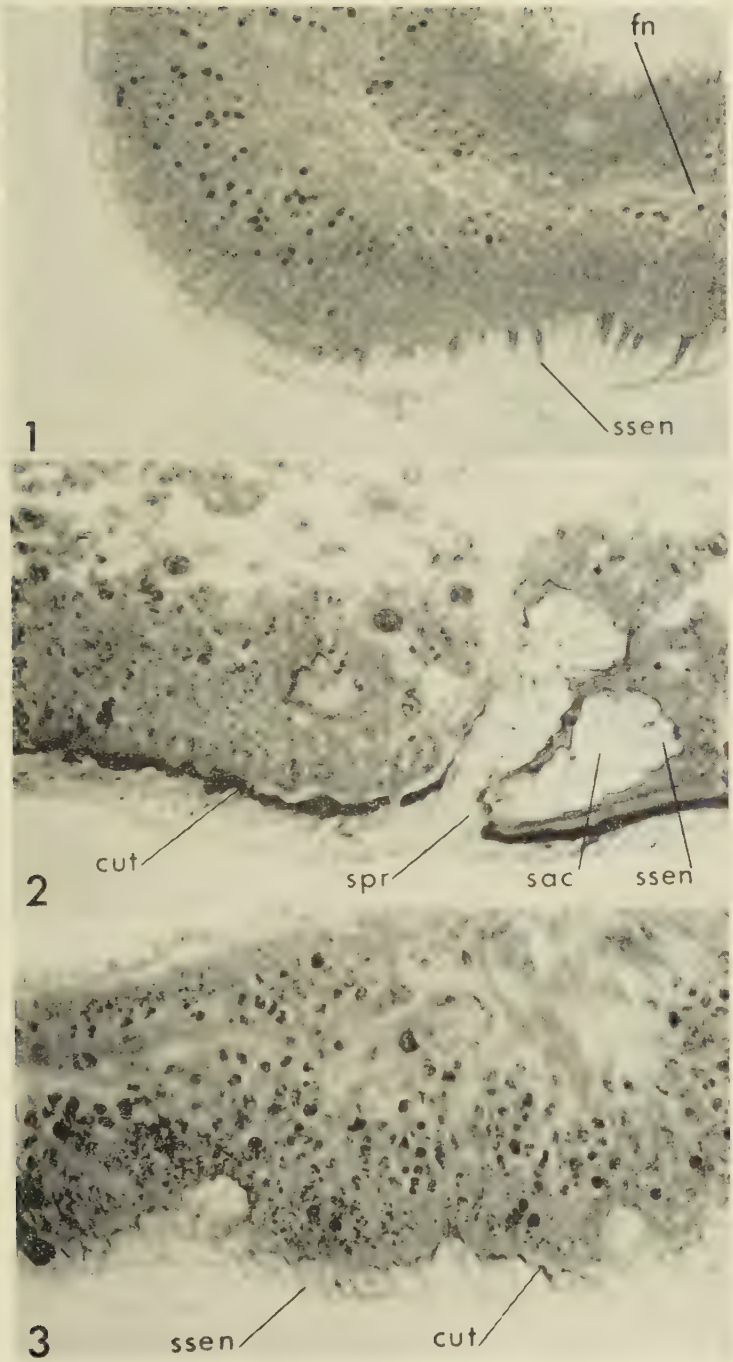


PLANCHE IX

FIG. 1. — Ébauche antennaire transplantée puis prélevée 7 jours 20 heures après la « pupaison » de l'hôte. La différenciation des soies sensorielles présente un retard plus important dans la région distale (à gauche) que dans la région proximale (à droite) du 3e article (G × 430). — FIG. 2 et 3 : Les deux ébauches antennaires d'une même larve ont été transplantées puis prélevées 7 jours 20 heures après la « pupaison » de l'hôte : détail de la paroi du 3e article (G × 580). Le développement de l'une des antennes est normal (2), celui de l'autre présente un retard dans la sécrétion de la cuticule (3).

cut, cuticule ; *fn*, fibres nerveuses ; *sac*, saccule ; *spr*, soie de protection ; *ssen*, soie sensorielle.

BIBLIOGRAPHIE

1924. Alverdes (F.). — Die Wirkung experimenteller Eingriffe, insbesondere der Blendung auf den histologischen Bau des Insektengehirns. *Zeitschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, **2**, 189-216.

1909. Berlese (A.). — Gli Insetti. t. I, 1004 p., Soc. Ed. Libr., Milano.

1922. Bischoff (W.). — Über die Deutung der Mundhaken der Cyclorrhapha-Larven. *Arch. Natgesch.*, **88**, 51-60.

1924. — Über die Kopfbildung der Dipterenlarven III. Teil : Die Köpfe der Orthorrhapha-Brachycera-Larven. *Arch. Natgesch.*, **90**, 1-105.

1938. Bodenstein (D.). — Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. I-Kombinierte Schnürungs-und Transplantationsexperimente an *Drosophila*. *Roux' Arch. f. Entw. mech.*, **137**, 474-505.

1939. — Investigations on the problem of metamorphosis. V — Some factors determining the facet number in the *Drosophila* mutant bar. *Genetics*, **24**, 494-508.

1943. — Factors influencing growth and metamorphosis of the salivary gland in *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **84**, 13-33.

1945-1946. Bolwig (N.). — Senses and sense organs of the anterior end of the house fly larvae. *Vidensk. Medd. dansk. naturhist. Foren*, Danm., **109**, 81-196.

1957. Bordes (N.). — Recherches sur le développement embryonnaire du système nerveux de *Calliphora erythrocephala* Meig., 44 p. dactyl. Diplôme d'Études Sup., Bordeaux.

1957. Breuning (S.). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Segmentierung der Keimanlage am lebenden Ei von *Calliphora erythrocephala* Meig. *Zool. Jahrb.* (Anat.), **75**, 551-580.

1960. Butt (F. H.). — Head development in the Arthropods. *Biol. Rev.*, **35**, 43-91.

1915. Cajal (S. R.) y Sanchez (D.). — Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. *Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid*, **13**, 1-164.

1929. Chen (T. Y.). — On the development of imaginal buds in normal and mutant *Drosophila melanogaster*. *Jour. Morphol.*, **47**, 135-199.

1937. Chevais (S.). — Sur la structure des yeux implantés de *Drosophila melanogaster*. *Arch. Anat. micr.*, **33**, 107-112.

1949. Cook (E. S.). — The evolution of the head in the larvae of the Diptera. *Microentomology*, **14**, 1-57.

1936. Debauche (H.). — Étude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des Insectes. *La Cellule*, **45**, 75-148.

1953. Eassa (Y. E. E.). — The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae* Linn. (Lepidoptera). *Trans. Roy. ent. Soc. London*, **104**, part 3, 39-50.

1924. Eggers (F.). — Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. *Zeitschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, **2**, 259-349.

1928. — Die stiftführenden Sinnesorgane ; Morphologie und Physiologie der chordotonalen und der tympanalen Sinnesapparate der Insekten. *Zool. Bausteine*, **2**, heft 1, 1-354.

1901. Escherich (K.). — Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. *Nova Acta Leopoldina*, **77**, 303-367.

1954. Formigoni (A.). — Studio sullo sviluppo embrionale di *Musca domestica* L.. *Univ. St. Milano, Ann. Fac. Agr.*, **3**, 133-176.

1938. Fraenkel (G.). — The number of moults in the Cyclorrhaphous flies. *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, Series A, **13**, 158-160.

1931. Geigy (R.). — Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. *Roux' Arch. f. Entw. Mech.*, **125**, 406-447.

1949. Gouin (F.). — Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, n. s., **28**, 167-270.

1951. Grandi (G.). — Introduzione allo studio della Entomologia. 2 Vol. Ediz. agricole Bologna.

1953. Haget (A.). — Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le coléoptère *Leptinotarsa*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **87**, 123-217.

1955. — Expériences mettant en évidence l'origine paire du labre chez l'embryon du Coléoptère *Leptinotarsa*. *C. R. Soc. Biol.*, **149**, 690-692.

1957. — Recherches expérimentales sur l'origine embryonnaire du crâne d'un Coléoptère : le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **82**, 269-295.

1951. Henke (K.) und Rönsch (G.). — Über Bildungsgleichheiten in der Entwicklung epidermaler Organe und die Entstehung des Nervensystems im Flügel der Insekten. *Naturwissenschaften*, **38**, 335-336.

1931. Hertweck (H.). — Anatomie und Variabilität der Nervensystemes und des Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (Meigen). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, **139**, 559-663.

1895. Heymons (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. 136 p., 12 pl., Fischer, Jena.

1952. Holm (A.). — Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos. *Zool. Bidr. Uppsala*, **29**, 293-422.

1904. Holmgren (N.). — Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven. *Zool. Anz.*, **27**, 343-355.

1957. Imms (A. D.). — A general textbook of Entomology. Ninth edition revised. 886 p., Methuen, London.

1922. Kopeč (S.). — Mutual relationship in the development of the brain and eyes of Lepidoptera. *Jour. exp. Zool.*, **36**, 459-467.

1924. Krafka (J.). — Development of the compound eye of *Drosophila melanogaster* and its Bar eyed mutant. *Biol. Bull.*, **47**, 143-148.

1875-1881. Künckel d'Herculais (J.). — Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, insectes Diptères de la famille des Syrphides. 2 Vol., 208 p., 26 pl., Masson, Paris.

1935. Laing (J.). — On the ptilinum of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). *Quart. Jour. micr. Sc.*, **77**, 497-521.

***1855.** Leydig (F.). — Zum feineren Bau der Arthropoden. *Müllers Arch. Anat. Physiol.*

* Il ne m'a pas été possible de me procurer ce mémoire.

1926. Liebermann (A.). — Correlation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. *Zeitschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, **5**, 1-97.

1893-1895. Lowne (B. T.). — The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). 778 p., 2 vol., Porter, London.

1949. Ludwig (C. E.). Embryology and Morphology of the larval head of *Calliphora erythrocephala*. *Microentomology*, **14**, 75-111.

1917. De Meijere (J. C. H.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und Puppen. *Zool. Jahrb.*, Syst., **40**, 177-322.

1901. Noack (W.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, **70**, 1-57.

1952. Nüesch (H.). — Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lepidoptera). *Rev. suisse Zool.*, **59**, 294-301.

1957. — Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe. *Verh. Natgesch. Basel*, **68**, 194-216.

1960. Okada (M.). — Embryonic development of the rice stemborer, *Chilo suppressalis*. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku*, section B, **9**, 243-296.

1910. Pérez (C.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides. *Arch. Zool. expér.*, 5e Sér., **4**, 1-274.

1936-1937. Pflugfelder (O.). — Vergleichend-anatomische, experimentelle und entwicklungs geschichtliche Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnes organe der Rhynchoten. *Zoologica*, **93**, 1-102.

1958. — Entwicklungsphysiologie der Insekten. 2. Auflage, 490 p., Geest und Portig, Leipzig.

1941. Pilkington (R. W.). — Facet mutants of *Drosophila*. *Proc. Zool. Soc. London*, **3**, 199-222.

1953. Possompès (B.). — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. *Arch. Zool. exp.*, **89**, 203-364.

1945. Poulson (D. F.). — On the origin and nature of the ring gland (Weismann's ring) of the higher Diptera. *Trans. Conn. Acad. Arts and Sci.*, **36**, 449-487.

1950. — Histogenesis, organogenesis and differentiation in the embryo of *Drosophila melanogaster* Meigen. In Demerec, Biology of *Drosophila*. Willey, New York, p. 168-274.

1943. Power (M. E.). — The effect of reduction in numbers of ommatidia upon the brain of *Drosophila melanogaster*. *Journ. exp. Zool.*, **94**, 33-71.

1900. Pratt (H. S.). — The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus* L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect. *Proc. Boston. Soc. nat. Hist.*, **29**, 241-272.

1925. Richards (M. H.) and Furrow (E. Y.). — The eye and optic tract in normal eyeless *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **48**, 243-258.

1936. Robertson (C. W.). — Metamorphosis of *Drosophila melanogaster*, including an accurately timed account of the principal morphological changes. *Jour. Morphol.*, **59**, 351-399.

1956 *a*. Schœller (J.). — Contribution à l'étude de l'évolution de la région faciale chez *Calliphora erythrocephala* Mg. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **90**, 320-334.

1956 *b*. — Influence du mode d'innervation sur la différenciation du disque imaginal antennaire chez *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptère Cyclorrhaphe). *C. R. Acad. Sc.*, **243**, 427-429.

1957. — Formation de la tête de l'imago chez les Diptères supérieurs ; étude expérimentale de la détermination des disques imaginaux. *Soc. Linnéenne, Bordeaux* (Colloque sur les métamorphoses), **97**, 135-150.

1961. — Innervation et différenciation de l'antenne chez *Calliphora erythrocephala* Meigen (Diptère). XI intern. Kongress f. Entomol., Wien 1960. Bd I, 399-403.

1962. — Démonstration expérimentale de l'origine maxillaire des crochets buccaux chez la larve de *Calliphora erythrocephala* Meigen (Diptère Cyclorrhaphe). *C. R. Acad. Sc.*, **254**, 4347-4348.

1963. — Les formations tentoriales chez la larve de *Calliphora erythrocephala* Meigen. Étude embryologique. C. R. Acad. Sc. (sous presse).

1951. Schremmer (F.). — Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. *Österr. Zool. Zeitschr.*, **3**, 326-397.

1956. — Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, Hamburg, 301-305.

1951. Seguy (E.). — Ordre des Diptères. In Traité de Zoologie, dirig. par P. P. Grassé. t. X, 1er fasc., Masson, Paris, p. 449-744.

1924. Snodgrass (R. E.). — Anatomy and metamorphosis of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* Walsh. *Jour. agric. Res.*, **28**, 1-36.

1926. — The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. *Smiths. Miscell. Coll.*, **77**, n° 8, 1-80.

1935. — Principles of insect morphology. McGraw-Hill, New-York, 667 p.

1953. — The metamorphosis of a fly's head. *Smiths. Miscell. Coll.*, **122**, 1-25.

1943. Steinberg (A. G.). — The development of the wild type and Bar eyes of *Drosophila melanogaster*. *Canad. Jour. Res.*, **21**, sec. D, 277-283.

1963. Such (J.). — Observations sur l'embryogenèse de la musculature mandibulaire chez le Doryphore. Découverte d'une musculature ventrale abortive de la mandibule. *Soc. Sc. Phys. et Nat.*, Bordeaux, séance du 21 janvier 1963 (sous presse).

1938. Tiegs (O. W.) and Murray (F. V.). — The embryonic development of *Calandra oryzae*. *Quart. Jour. Micr. Sci.*, **80**, 159-284.

1961. Tsacas (L.). — Recherches sur la structure et le fonctionnement de la tête et des pièces buccales larvaires des Rhagionidae (Diptères). Thèse Ingr. Doct. Paris, 113 p. multigr.

1889. Van Rees (J.). — Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. *Zool. Jahrb.* (Anat.), **3**, 1-134.

1946. Vogt (M.). — Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*. I- Verhalten verschiedenaltriger Imaginalanlagen bei operativer Defektsetzung. *Biol. Zblt.*, **65**, 223-238.

1914. Wahl (B.). — Über die Kopfbildung Cyclorrhapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien*, **20**, 159-272.

1954. Weber (H.). — Grundriss der Insektenkunde. 3. Auflage, 428 p., Fischer, Jena.

1864. Weismann (A.). — Die Entwicklung der Dipteren. 263 p. W. Engelmann, Leipzig.

1953. Wigglesworth (V. B.). — The principles of insect physiology. Fifth edition. 546 p. Methuen, London.

1953. — The origin of sensory neurones in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera), *Quart. Jour. Micr. Sci.*, **94**, 93-112.

1954. — The physiology of insect metamorphosis. 152 p., Cambridge University Press.

1938. Wolsky (A.). — Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierung der zusammengesetzten Augen des Seidenspinners (*Bombyx mori* L.). *Roux' Arch. f. Entw. Mech.*, **138**, 335-344.

1936. Wolsky (A.) and Huxley (J. S.). — The structure of the non-faceted region in the Bar-eye mutants of *Drosophila*, and its bearing on the analysis of genic action upon arthropodan eyes. *Proc. Zool. Soc. London*, (2), 485-489.

Abbeville. — imprimerie F. paillart (d. 8905). — 1964.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

Les comportements des Planaires.

Vu et approuvé :

Bordeaux, le 29 Mai 1963.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

G. BRUS

Vu et permis d'imprimer :

Bordeaux, le 30 Mai 1963.

POUR LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE BORDEAUX,
LE VICE-PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ,

F. TAYEAU